

П. Д. ХАРЧЕНКО

Знакодывающие

**УСЛОВНЫЕ
РЕФЛЕКСЫ**

ОБЩЕСТВЕННЫЙ ОРДЕН

ЗАП
УСЛОВ

ИЗДАТ

КИЕВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. Т. Г. ШЕВЧЕНКО

П. Д. ХАРЧЕНКО

ЗАПАЗДЫВАЮЩИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО КИЕВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
КИЕВ — 1960.

В монографии приводятся полные литературные данные, касающиеся изучения свойств и особенностей запаздывающих пищевых, оборонительных условных рефлексов у животных и человека; данные о растормаживании под влиянием посторонних гаснущих и негаснущих тормозов, а также под влиянием различных фармакологических веществ. Кратко излагаются современные взгляды на природу коркового торможения.

В экспериментальной части работы приводятся данные о динамике образования запаздывающих пищевых условных рефлексов при различных приемах их выработки на раздражители различной физической силы у животных разного типа нервной системы, о восстановлении системы запаздывающих рефлексов после различной длительности перерывов в их тренировке, о протекании запаздывающих рефлексов при различной длительности действия условного раздражения. Приведены экспериментальные данные по изучению изменения запаздывающих условных рефлексов при действии на фоне их течения посторонних звуковых и световых раздражителей различной силы и длительности, по изучению взаимодействия запаздывательного торможения с другими видами внутреннего торможения, динамики, запаздывательного торможения и его взаимосвязи с процессом возбуждения у животных разного типа нервной системы.

Работа рассчитана на научных работников, аспирантов, занимающихся изучением физиологии высшей нервной деятельности человека и животных.

Ответственный редактор П. Г. Богач.

В В
в лабораториях И. П.
полушарий голо
процессы, которые
нервной системы
центральной нервной
коре больших пол
характерны и свои особы
первостепенности в первую
работки сложных ка
условных рефлексов, ле
ческой) деятельности
вспомогательное изучение
мозга привело
нервная деятел
двух противосто
жизненной в
возбуждения и тор
Изучению процесса
основное вниман
сотрудников. В резул
условных рефлексов
мозга был получен
исследованию свойст
несмотря на больш
сущность возбуждени
невыясненными. Про
и на сегодня основ
медицины.
Особое значение
ности и медицины г
реннем корковом т
И. П. Павлов р
как активный не

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	3
Глава I. Запаздывающие рефлексy, их выработка и характеристика	7
Глава II. Об изменении запаздывающих рефлексов под влиянием посторонних раздражителей. Растормаживание	24
Глава III. О растормаживании при взаимодействии различных видов внутреннего торможения	41
Глава IV. О значении длительности условного раздражения для течения условного рефлексa	53
Глава V. О природе и особенностях видов коркового торможения	63
Глава VI. Методика исследования и характеристика подопытных собак	77
Глава VII. К характеристике запаздывающих условных рефлексов при различных способах их выработки	93
Глава VIII. О восстановлении запаздывающих условных рефлексов после перерывов в их тренировке	150
Глава IX. Влияние посторонних раздражителей различной силы и длительности на запаздывающий рефлекс	173
Глава X. О суммации и растормаживании запаздывательного торможения при взаимодействии с другими видами внутреннего торможения	205
Глава XI. О зависимости течения запаздывающего рефлексa от различной длительности действия условного раздражителя	243
Глава XII. Динамика запаздывательного торможения	261
Заключение	269
Литература	282

БФ 26021. За
 19,0. Учетно
 6/X-6
 Тип

ВВЕДЕНИЕ

В лабораториях И. П. Павлова было установлено, что для больших полушарий головного мозга характерны физиологические процессы, которые свойственны и низшим отделам центральной нервной системы. Но кроме общих с низшими отделами центральной нервной системы физиологических закономерностей, коре больших полушарий высших позвоночных животных характерны и свои особые закономерности. К этим особым закономерностям в первую очередь необходимо отнести свойство выработки сложных как положительных, так и тормозных условных рефлексов, лежащих в основе высшей нервной (психической) деятельности животных и человека. Многолетнее и всестороннее изучение условнорефлекторной деятельности головного мозга привело И. П. Павлова к утверждению, что вся высшая нервная деятельность животных основана на взаимодействии двух противоположных и одинаковых «по физиологической, жизненной важности» нервных процессов — процессов возбуждения и торможения.

Изучению процесса возбуждения и торможения было уделено основное внимание И. П. Павлова и его многочисленных сотрудников. В результате применения объективного метода условных рефлексов при изучении деятельности головного мозга был получен большой экспериментальный материал по исследованию свойств основных нервных процессов. Однако, несмотря на большие усилия многих исследователей, природа, сущность возбуждения и торможения и их взаимосвязь остаются невыясненными. Проблема возбуждения и торможения остается и на сегодня основной проблемой современной физиологии и медицины.

Особое значение для физиологии высшей нервной деятельности и медицины представляет учение И. П. Павлова о внутреннем корковом торможении.

И. П. Павлов рассматривал процесс коркового торможения как активный нервный процесс, имеющий огромное биологиче-

ское значение в жизни животных и человека. Коровое торможение постоянно корригирует процесс возбуждения и этим самым деятельность животных приводится в соответствие с условиями и требованиями внешней среды; оно является одним из механизмов аналитико-синтетической деятельности коры больших полушарий. Внутреннее торможение также выполняет защитную функцию, предохраняя корковые клетки от истощения и функционального разрушения; оно способствует восстановлению работоспособности корковых клеток и тем самым обеспечивает нормальное функционирование головного мозга. Нарушение коркового торможения неизбежно ведет к извращению и утрате нормального взаимоотношения организма с окружающей средой, к нервному истощению. В связи с этим изучение процесса торможения представляет не только теоретический, но и практический интерес.

С момента открытия периферического (1845), центрального (1863) и условного коркового торможений (1907—1911) и по сей день интерес к его изучению не только не уменьшился, а, наоборот, значительно возрос. Особый интерес представляет проблема условного коркового торможения, привлекавшая внимание в последние годы не только многих физиологов, но и клиницистов.

В литературном обзоре работы, а также по ходу изложения экспериментального материала, мы приводим данные павловских лабораторий по изучению отдельных видов коркового торможения и в частности запаздывательного торможения.

Как известно, к концу 1911 года были открыты все виды внутреннего коркового торможения: запаздывательное, угасательное, дифференцировочное и условный тормоз. В последующие годы исследования лабораторий И. П. Павлова касались, главным образом, изучения основных свойств нервных процессов: иррадиации и концентрации, суммации, растормаживания, взаимной индукции и т. д.

Несмотря на то, что запаздывательное торможение было открыто раньше других видов условного коркового торможения, его основные свойства и до настоящего времени изучены недостаточно. Причиной этого являются особенности данного вида коркового торможения, представляющие определенную трудность в исследовании его свойств.

Запаздывательное торможение развивается при отставлении безусловного подкрепления от начала действия условного раздражителя и обуславливает длительность периода запаздывания положительной условнорефлекторной реакции.

Период запаздывания включает время появления возбуждения в рецепторах, время проведения возбуждения в элементах рефлекторной дуги, время тормозного состояния корковых клеток и время перехода корковых клеток из состояния торможения в состояние возбуждения. Эти функциональные состояния

элементов рефлекторной дуги очень быстро изменяются во времени, и это затрудняет возможность уловить все нюансы сложного взаимоперехода противоположных нервных процессов обычным методом условных слюнных рефлексов. Однако, в случае выработки прочного условного запаздывающего рефлекса при отставлении подкрепления на 2—3 минуты удается и методом условных пищевых слюнных рефлексов проследить динамику взаимоотношений основных нервных процессов, обуславливающих течение рефлекса.

Изучению свойств и особенностей запаздывающих рефлексов посвящено сравнительно небольшое количество работ. Первые исследования запаздывающих рефлексов (И. В. Завадский, 1907, 1908а) привели к открытию явления растормаживания под влиянием посторонних раздражителей. Растормаживание явилось одним из показателей наличия процесса торможения и было использовано как критерий классификации различных видов коркового торможения.

Изучению растормаживания посвящено много экспериментальных исследований физиологов, фармакологов и клиницистов. Было показано, что растормаживание возникает под влиянием гаснущих и негаснущих тормозов, под влиянием различных фармакологических веществ; оно может возникнуть и при одновременном или последовательном взаимодействии различных видов условного торможения. Однако, несмотря на значительное количество экспериментальных фактов, механизм растормаживания остается невыясненным. Изучение явления растормаживания, выражающего интимные взаимоотношения основных нервных процессов, особенно в запаздывающем рефлексе, представляет огромный теоретический и практический интерес, и поэтому необходимы дальнейшие экспериментальные исследования этого явления.

В литературном обзоре мы приводим данные по изучению запаздывающих рефлексов, растормаживания, значения длительности действия раздражителя для течения условного рефлекса, кратко излагаем взгляды на природу коркового торможения.

Анализ литературного материала показывает, что ряд вопросов, касающихся изучения запаздывающих рефлексов, до сего времени недостаточно изучен и не освещен в научной литературе. К этим вопросам относятся:

1. Особенности образования запаздывающих рефлексов у животных разного типа нервной системы;
2. Образование запаздывающих условных рефлексов на условные раздражители различной физической силы;
3. Вопрос о длительности сохранения в коре больших полушарий выработанных и упроченных запаздывающих рефлексов;
4. Основные свойства запаздывательного торможения: сила, иррадиация, суммация, растормаживание;

5. Динамика торможения при запаздывании и его переход в процесс возбуждения и ряд других.

В связи с этим мы ставили перед собой следующие задачи.

1. Проследить за динамикой образования условных пищевых запаздывающих рефлексов на систему раздражителей, адресуемых к различным анализаторам, с учетом индивидуальных особенностей подопытных животных. Решить неясный вопрос о зависимости скорости выработки запаздывающего рефлекса от силы условного раздражителя.

2. Проследить за динамикой восстановления запаздывающих рефлексов на систему условных раздражителей после перерывов (различной длительности) в их тренировке.

3. Изучить основные свойства запаздывательного торможения: силу, суммацию, иррадиацию, растормаживание.

4. Попытаться выяснить механизм нарушения динамического взаимоотношения торможения и возбуждения в запаздывающем рефлексе и в частности растормаживания, наблюдаемого как при действии посторонних растормаживающих агентов, так и при взаимодействии запаздывательного торможения с другими видами условного коркового торможения.

5. Изучить динамику запаздывательного торможения и его взаимосвязь с процессом возбуждения в запаздывающем рефлексе.

ЗАПАЗ

Исследо

дились в ла

ния услови

Н. А. Кашер

штовта (19

ванного дей

сначала уга

случайные н

ложению И.

нием этого я

И. В. За

собаках метс

лексов. У дву

падающие к

дражение ко

раздражител

лексов изоли

удлинено (дл

дона — до 1

сочетании ус

подопытных с

первые полми

жителя и увел

Это запазд

еще более рел

мени изолиров

Стрекозы — до

последнем вари

токсельных зап

ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

ГЛАВА I

ЗАПАЗДЫВАЮЩИЕ РЕФЛЕКСЫ, ИХ ВЫРАБОТКА И ХАРАКТЕРИСТИКА

Исследования по запаздывающим условным рефлексам зародились в лаборатории И. П. Павлова еще в первые годы изучения условных рефлексов. В работах П. Н. Васильева (1906), Н. А. Кашерининовой (1906), А. В. Палладина (1906), Г. В. Миштовта (1907) отмечалось, что удлинение времени изолированного действия раздражителя с 15 сек. до 1 минуты вызывало сначала угасание, а затем увеличение условного рефлекса. Эти случайные наблюдения дали повод И. В. Завадскому, по предложению И. П. Павлова, заняться более детальным исследованием этого явления.

И. В. Завадским (1908а) были проведены опыты на трех собаках методом выработки у них искусственных условных рефлексов. У двух собак (Стрекоза, Барбос) были выработаны совпадающие кислотные условные рефлексы на механическое раздражение кожи, а у одной (Гордон) — пищевой на звуковой раздражитель. После закрепления совпадающих условных рефлексов изолированное действие условного раздражителя было удлинено (для Стрекозы — до 1,5 минуты, для Барбоса и Гордона — до 1 минуты). По мере проведения опытов при таком сочетании условного раздражителя с безусловным у всех подопытных собак развивалось уменьшение величины секреции в первые полминуты изолированного действия условного раздражителя и увеличение его к концу действия.

Это запаздывание начала условного секреторного эффекта еще более рельефно выступило при дальнейшем удлинении времени изолированного действия условного раздражителя (для Стрекозы — до 3-х мин., Барбоса, Гордона — до 2-х мин.). В последнем варианте опытов Завадского, как это видно из протокольных записей величин секреции, имело место постепенное

увеличение скрытого периода слюноотделения и, в конце концов, секреция наступала спустя 60—90 сек. от начала действия условного раздражителя. «Таким образом, условный рефлекс разбился на две фазы: недейтельную и дейтельную в смысле внешнего проявления работы слюнных желез. В этом факте нельзя не видеть поразительной целесообразности устройства нервной системы собаки: как только внешний агент перестал быть признаком немедленно следующего за его началом безусловного раздражителя, нервная система начала сберегать энергию и перестала реагировать слюноотделением на первую половину действия условного раздражителя; по мере приближения времени кормления или вливания кислоты секреция желез прогрессивно нарастала и достигала своего максимума в конце 3-й минуты от начала условного раздражителя» (Завадский И. В., 1908а, стр. 108).

Естественно, возник вопрос, почему условный раздражитель потерял свое начальное действие, какой механизм лежит в основе такого тонкого и целесообразного реагирования нервной системы собаки на изменившееся явление внешней среды? Разбирая этот вопрос, Завадский пришел к выводу, что наблюдаемое им образование длинного скрытого периода условнорефлекторной реакции имеет сходство с явлением угасания.

Неподкрепление начала действия условного раздражителя («отдаленность безусловного раздражителя») ведет к развитию торможения, которое затем сменяется возбуждением. Запаздывание условной секреции и дало повод назвать этот вид рефлексов запаздывающими.

Автором показано, что запаздывающий рефлекс представляет собой производное трех факторов: условного раздражителя, внутреннего торможения и возбуждения. Усиливая раздражитель, он наблюдал увеличение условного слюноотделения, а ослабляя — уменьшение. Повышение возбудимости вызывало резкое укорочение тормозной фазы рефлекса и, наоборот, при усилении торможения фаза возбуждения рефлекса почти полностью тормозилась.

Эти основные данные Завадского были подтверждены в лаборатории И. П. Павлова С. И. Потехиным при исследовании запаздывания натуральных пищевых условных рефлексов.

С. И. Потехин (1911а) у подопытных собак (Желтоножка, Малютка, Шельмец) вначале выработал совпадающие натуральные пищевые условные рефлекс (условным раздражителем служили: вид, запах мясосухарного порошка и постукивание по ободку кормушки), затем он подвергал их несколько раз угашению и восстановлению. После этого изолированное действие условного раздражителя он удлинил до 2-х мин., а затем, после закрепления условного рефлекса, до 3-х минут. У Шельмеца, как в первом варианте опытов, так и во втором запаздывание выработалось очень быстро. Удлинение времени изолиро-

ванного действия условного раздражителя до 3-х минут вызвало уменьшение рефлекса до полного его исчезновения (5-й и 6-й опыты). С 17-го опыта рефлекс вновь появился и начал возрастать, а латентный период начал укорачиваться. С 24-го опыта условный рефлекс приобрел более или менее постоянную величину. На первой полминуте отсутствовал секреторный эффект, а со 2-й — величина секреции нарастала до момента начала еды.

У Малютки лишь с 230-го сочетания, а у Желтоножки с 300-го сочетания условный рефлекс начал принимать вид запаздывающего — латентный период не удлинялся, но величина секреции, по мере приближения к началу подкрепления, возрастала. Таким образом, у последних двух собак форма запаздывания была несовершенной. Автор пришел к выводу, что запаздывание натуральных условных рефлексов вырабатывается труднее по сравнению с запаздыванием искусственных условных рефлексов.

Э. Л. Горн (1912) у собаки Волчок выработал совпадающий пищевой рефлекс на свет и удары метронома. После этого рефлекс на свет был отставлен на 30 секунд, а на удары метронома — на 3 минуты. Запаздывающий условный рефлекс появился после 200-го применения метронома с отставлением подкрепления на 3 минуты. У другой собаки (Курчавки) сначала были выработаны совпадающие кислотные рефлексы на свет, удары метронома и кожно-механическое раздражение (касалку), а затем на свет и касалку отставление было доведено до 30 сек., а на метроном — до 3 минут. У Курчавки после 85-ти применений метронома рефлекс приобрел запаздывающий характер. Более скорое развитие запаздывания у Курчавки по сравнению с развитием запаздывания у Волчка автор объяснил преобладанием у Курчавки процесса торможения над процессом возбуждения. По мере проведения опытов у Курчавки очень скоро развилась сонливость, вследствие чего запаздывающий рефлекс стал отличаться крайней изменчивостью и неопределенностью.

Протоколы опытов автора показывают, что ход выработки запаздывающего рефлекса у его подопытных животных происходил путем волнообразного изменения величины условной секреции. В начале опытов секреция преобладала на 1-й минуте, далее на 2-й и, наконец, на 3-й минуте изолированного действия условного раздражения.

При просмотре протокольных записей опытов Завадского и особенно Потехина бросается в глаза значительное колебание величин условных рефлексов, различие в скорости развития и совершенстве запаздывания, что указывает на индивидуальные особенности нервной системы их подопытных собак. Однако по состоянию учения об условных рефлексах того времени они не имели возможности уловить определенные зависимости между ходом выработки и характером запаздывающего услов-

ного рефлекса и типом нервной системы животных. Связь между особенностями развития запаздывания и типом нервной системы была обнаружена в опытах М. К. Петровой (1924, 1925, 1929) на собаках разного типа нервной системы (собаки: Пострел — холерик, Милорд — солидный, уравновешенный). У Милорда Петрова начала сразу выработку отставленного на три минуты пищевого условного рефлекса на удары метронома, у Пострела вырабатывала сначала отставленный на 15 сек. рефлекс на тот же метроном. При этом собаки очень скоро начали впадать в сонное состояние, приведшее их к полному сну. Из этого состояния они были выведены при помощи выработки шести короткоотставленных рефлексов (отставление 5 сек.). Затем ежедневно время изолированного действия условных раздражителей Петрова удлиняла на 5 сек., и таким образом отставление безусловного раздражителя было доведено до 3-х минут. Милорд сравнительно легко справился с запаздыванием, у него вырабатывались типичные запаздывающие условные рефлексы. У Пострела выработка запаздывающих условных рефлексов сопровождалась сильным общим возбуждением, и когда отставление достигло 3-х минут, — наступил срыв запаздывания, — слюноотделение стало сплошным. Во время опыта у Пострела появлялась одышка. Условные рефлексы сильно возрастали, наступало непрерывное слюноотделение, которое не прекращалось и в интервалах. Все это сопровождалось общим возбуждением и неистовым лаем. Нервная система возбудимого Пострела не смогла сбалансировать процессов торможения и возбуждения, вызванных во многих пунктах коры полушарий его головного мозга. После прекращения применения 5-ти раздражителей и применения лишь одного метронома, по-прежнему на 3 минуты отставленного, общая возбудимость исчезла, снова начала развиваться сонливость, и скоро Пострел вторично уснул. Двенадцатидневное применение всех шести раздражителей с отставлением на 5 сек. не разбудило Пострела, после еды он снова погружался в крепкий сон. Когда же Петрова стала менять продолжительность раздражения, удлиняя ежедневно время их действия на 5 сек., и таким способом снова довела отставление до 3-х минут, то это помогло, и у Пострела выработались типичные запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей, адресованных к различным анализаторам. Таким образом, практика, тренировка и постепенность выработки запаздывающих рефлексов имели благотворное влияние на Пострела в смысле уравновешивания процессов торможения и возбуждения.

Срыв в сторону возбуждения при выработке запаздывающего рефлекса наблюдали многие авторы. Так, Ф. С. Павлов (1940), вырабатывая запаздывающий рефлекс на звонок путем постепенного удлинения отставления, начиная с 20 сек., при сохранении короткоотставленных рефлексов на свет и метроном, пока-

зав. что...
де 95 сек...
дальнейшее...
деятельности...
вылось типичное...
последствия...
отставление при...
влияние запаздыва...
ной собаки было...
Основной помехой...
является развитие...
связи с этим запаз...
неустойчив (Э. Л. Гор...
лова, 1945; М. С. Кол...
многие другие).

М. К. Петрова (192...
жительного и тормозно...
нервной системы» наря...
приводит данные выр...
Пострела — холерика...
опытов, у Пострела с бо...
вающий рефлекс на...
удлинения времени его...
рефлекс у Пострела не...
восстановления и пос...
рефлекса потребовалось...
Бека Петрова начала вы...
постепенно отставляя ус...
от безусловного, как у По...
Раздражитель запаздыва...
опыте среди раздражител...
сов. На 7-м применении...
ванию. В последующие...
лось, то исчезало. С 28-г...
более постоянное запазд...
автор, — разница в выр...
обеих собак оказалась от...
и легкости образования...
отличались между собой...
типа животных. Однако...
делке, вырабатке запаз...
между собой. В то время...
процессом возбуждения...
Пострела последний явно...
сом возбуждения. Это да...
Пострела к возбудимому...
новешенному.

зал, что удлинение времени изолированного действия звонка до 95 сек. привело к выработке запаздывающего рефлекса, но дальнейшее удлинение вызвало «срыв» условнорефлекторной деятельности. При этом тормозная фаза растормозилась, развилось гипнотическое состояние с гипнотическими фазами в последствии. Таким образом, оказалось, что 95-секундное отставление при этих условиях было пределом, и дальнейшее развитие запаздывания для нервных клеток коры полушарий данной собаки было непосильным.

Основной помехой в выработке запаздывающего рефлекса является развитие сонливости и сна подопытных животных. В связи с этим запаздывающий рефлекс крайне изменчив и неустойчив (Э. Л. Горн, 1912; М. Я. Безбокая, 1913; А. М. Павлова, 1945; М. С. Колесников, 1951; В. В. Николаева, 1953 и многие другие).

М. К. Петрова (1929) в работе «Взаимоотношение раздражительного и тормозного процессов у собак различного типа нервной системы» наряду с данными по угашению, переделке приводит данные выработки запаздывающего рефлекса у Пострела — холерика и Бека — сангвиника. Раньше, до этих опытов, у Пострела с большим трудом был выработан запаздывающий рефлекс на электрозвонок способом постепенного удлинения времени его действия. После этого запаздывающий рефлекс у Пострела не практиковался более года. До полного восстановления и постоянного результата запаздывающего рефлекса потребовалось 48 применений его раздражителя. У Бека Петрова начала выработку запаздывающего рефлекса, не постепенно отставляя условный раздражитель — электрозвонок от безусловного, как у Пострела, а сразу отставляя на 3 минуты. Раздражитель запаздывающего рефлекса применялся дважды в опыте среди раздражителей, отставленных на 30 секунд рефлексов. На 7-м применении звонка появилась тенденция к запаздыванию. В последующие опытные дни запаздывание то появлялось, то исчезало. С 28-го применения звонка наблюдалось более постоянное запаздывание. «Таким образом, — отмечает автор, — разница в выработке запаздывающего рефлекса у обеих собак оказалась огромной». Пострел и Бек по быстроте и легкости образования положительных условных рефлексов не отличались между собой, но резко отличались от тормозного типа животных. Однако по скорости угасания рефлексов, переделке, выработке запаздывающего рефлекса они отличаются между собой. В то время как у Бека наряду со значительным процессом возбуждения сильно выражен тормозной процесс, у Пострела последний явно недостаточен сравнительно с процессом возбуждения. Это дало основание Петровой отнести Пострела к возбудимому типу, а Бека к более или менее уравновешенному.

В этой же работе Петрова подчеркнула, «...что запаздывание представляет собой самый трудный для нервной системы собак вид внутреннего торможения» (стр. 74).

Указание на трудность выработки запаздывающего рефлекса у собак с ослабленными нервными процессами мы находим в работах Крепса и Колесникова.

Е. М. Крепс (1924) показал, что собаке с низкой возбудимостью коры больших полушарий, со слабостью процесса возбуждения с трудом давались все виды внутреннего торможения и особенно запаздывание. Лишь после отдыха, длительной тренировки по неоднократному взаимному превращению отставленных рефлексов в совпадающие и, наоборот, совпадающих в отставленные. проведение опытов в условиях свободного движения (вне станка, на полу), т. е. когда тонус коры поднимался, собака успешно справлялась с выработкой дифференцировки и условного тормоза, а через 70—80 сочетаний удалось выработать запаздывающий рефлекс с отставлением подкрепления на 3 минуты.

М. С. Колесников (1941, 1951) отметил, что для собак слабого типа выработка запаздывающего рефлекса является трудной задачей, ведущей к срыву высшей нервной деятельности с появлением гипнотических фаз, а затем и к общей депрессии условнорефлекторной деятельности. Решение этой задачи оказалось более или менее доступным для собак сильной вариации слабого типа.

Д. С. Фурсиков (1922) описал случай выработки дифференцировки, условного тормоза и запаздывания у собаки с повышенной возбудимостью к внешним раздражителям и наличием связи между ориентировочной реакцией и оборонительной. Для выработки запаздывающего условного рефлекса с отставлением подкрепления на 3 минуты потребовалось около 250 применений раздражителя.

У собак с сильными, уравновешенными и подвижными нервными процессами запаздывающие рефлексы вырабатываются с меньшим трудом и быстро становятся прочными.

А. Г. Иванову-Смоленскому (1932а) у собаки Гарсик сильного подвижного типа, у которого до образования запаздывающего рефлекса были выработаны отставленные на 30 сек. условные рефлексы на метроном, свет, звонок, бульканье, метрономная дифференцировка и дифференцировка метронома и звонка порознь к их одновременному комплексу, удалось сравнительно легко и быстро выработать запаздывающий рефлекс при удлинении действия условного шумового сигнала сразу на 3 минуты.

Опыты А. Г. Иванова-Смоленского показывают, что запаздывание у Гарсика развивалось сравнительно быстро. В течение образования запаздывающего рефлекса имел место то перевес

тормозного процесса. то наоборот, брало верх возбуждение. Спустя около двух месяцев, примерно после 30-го применения (запаздывающий рефлекс испытывался не каждый день и не более двух раз, а чаще всего один раз в течение опыта) шумового сигнала, запаздывание приобрело постоянный характер и тормозная фаза установилась длительностью полторы-две минуты. В пределах от 15-го до 30-го применения условного раздражителя наблюдалось изменение условного эффекта на последующие условные раздражители. Причем, в первые опытные дни последовательное торможение от запаздывающего рефлекса сказывалось на слабом, а позже и на сильном условном рефлексе. Имело место извращение силовой зависимости. В последующие опытные дни условные рефлексы на слабый и сильный раздражители восстановились и сохранили свои обычные силовые отношения. Таким образом, в период образования запаздывающего рефлекса, на фоне его последовательного торможения, наблюдались кратковременные фазовые явления (парадоксальная и уравнивательная фазы). По мере упрочения запаздывающего рефлекса последовательное торможение ослабевало и фазовые явления исчезали.

В. В. Яковлева (1944) для определения подвижности нервных процессов у собаки сангвиника наряду с другими приемами применила выработку запаздывающего рефлекса среди других, ранее выработанных отставленных рефлексов. С этой целью в прежнюю стереотипную систему раздражителей, отставленных на 30 секунд, был введен новый раздражитель — гудение телефонной мембраны, действие которого подкреплялось лишь после трехминутного действия. Запаздывающий условный рефлекс выработался очень быстро, и с 34-го сочетания запаздывание условнорефлекторного слюноотделения стало типичным, т. е. слюноотделение отсутствовало или было минимальным на первой минуте и максимальным на третьей минуте отставления.

М. С. Алексеева (1951) у собаки сангвиник в системе раздражителей отставленных рефлексов заменила световой раздражитель, применявшийся на втором месте, на звуковой (зуммер) с отставлением на 3 минуты. Запаздывание развилось очень быстро, и с 17-го применения запаздывающий рефлекс стал типичным.

Л. Н. Гаврилова (1956) у собак разного типа вырабатывала запаздывающий рефлекс на двучленный комплексный раздражитель. Вначале она применяла 10 секунд свет, затем без интервала применяли другой компонент — звонок, и спустя 3 минуты следовало подкрепление. Опыты показали, что у собак слабого и сильного типа запаздывающий рефлекс на комплексный раздражитель образовался легко и оставался прочным в том случае, если в качестве начального компонента применялся слабый свет (свет лампы в 25 в). При применении в качестве

начального компонента сильного света (света лампы в 500 в) типичный запаздывающий рефлекс образовался лишь у собаки сильного типа. У собаки слабого типа условный эффект почти полностью отсутствовал как в первую, так и во вторую фазы запаздывающего рефлекса. Автор пришел к выводу, что для установления соотношения между процессами торможения и возбуждения имеет значение сила запаздывательного торможения, развивающегося при действии начального компонента комплексного раздражителя.

И. С. Розенталь (1949) подчеркнул, что характер временных отношений между возбуждением и торможением при выработке запаздывающих условных рефлексов самым тесным образом связан с типом нервной системы собак, что «от типа нервной системы зависят совершенство и быстрота запаздывания... Вместе с тем и сам тип нервной системы достаточно четко характеризуется особенностями запаздывания условных рефлексов, вскрывая многие стороны своей высшей нервной деятельности». Как известно, в лабораториях И. П. Павлова выработка запаздывающего рефлекса вошла в арсенал тестов по определению типа нервной системы, в частности подвижности и уравновешенности нервных процессов.

Кроме зависимости характера выработки запаздывающего рефлекса от типа нервной системы, в литературе имеется указание на то, что его выработка также зависит от физической силы раздражителя, способа выработки и от целого ряда внутренних и внешних факторов.

В. В. Яковлева (1926, 1927) на одной собаке (Бокс), относящейся к возбудимому типу нервной системы, вырабатывала запаздывающие условные рефлексy на сильные (метроном, свисток) и слабые (свет, механическое раздражение кожи) условные раздражители. Оказалось, что на слабые условные раздражители запаздывание развивалось быстрее и было сильнее, чем на сильные условные раздражители. При вторичном переходе к уменьшению времени изолированного действия условных раздражителей запаздывание скорее исчезает на сильные, чем на слабые раздражители. О зависимости скорости развития запаздывания от силы условных раздражителей свидетельствуют данные Д. И. Соловейчика (1940а). На основании сравнения скорости угашения короткоотставленных и длинноотставленных рефлексy на сильные и слабые раздражители и более быстрого угасания длинноотставленных рефлексy. Соловейчик пришел к выводу, что «чем меньше сила условных раздражителей, тем больше запаздывающего торможения они несут и, наоборот, т. е. иными словами — сила и запаздывающее торможение находятся между собою в обратно пропорциональных отношениях» (1940; стр. 303).

В. А. Трошихин (1945) показал, что суммарный слюноотделительный эффект за время изолированного действия условного раздражителя всегда больше на сильный и меньше на слабый раздражитель. Кроме того, величина условного слюноотделения зависит от силы безусловного подкрепления.

В литературе имеются указания на противоположную зависимость скорости развития запаздывания от силы условных раздражителей. Так, В. К. Федоров (1949а) заметил, что «...запаздывающие рефлексy на сильные раздражители либо быстрее вырабатываются, чем на слабые, либо, при одинаковых сроках выработки, запаздывающие рефлексy на сильные раздражители впоследствии оказываются устойчивее» (стр. 107).

Следует указать, что вопрос о зависимости скорости развития запаздывательного торможения и о его силе в зависимости от силы условных раздражителей не подвергался детальному экспериментальному исследованию и до сих пор остается окончательно не решенным.

На скорость выработки и совершенство запаздывания влияет наличие и практика короткоотставленных рефлексов. Так, Т. А. Тимофеева (1945) показала, что запаздывающий рефлекс, выработанный на новый раздражитель, отличается большей устойчивостью по сравнению с запаздывающим рефлексом, выработанным из ранее короткоотставленного условного рефлекса. Введение в систему запаздывающих рефлексов короткоотставленного рефлекса с одноименного анализатора приводит к резкому растормаживанию фазы запаздывания, причем это нарушение в большей степени сказывается на запаздывающих рефлексах, выработанных из короткоотставленных. Тимофеева также указала на связь характера выработки запаздывающего рефлекса с типом нервной системы подопытных собак.

В. В. Николаева (1953) у пяти собак сильного и у одной собаки слабого типа нервной системы вначале выработала отставленные на 20 секунд условные рефлексy на систему раздражителей. Затем она у одних собак — на световой, а у других — на звуковой (тон — средней интенсивности) раздражители, постепенно удлиняя время изолированного их действия, вырабатывала запаздывающий рефлекс с отставлением подкрепления на 3 минуты. В опытах Николаевой подтвердился установленный в лаборатории И. П. Павлова факт трудности выработки запаздывающего рефлекса в системе короткоотставленных рефлексов. Из шести собак у трех выработался запаздывающий рефлекс. Причем, лишь у одной собаки сильного типа нервной системы с хорошей подвижностью нервных процессов он был типичным, у двух же более возбудимых собак запаздывание было менее совершенным.

Николаева отметила, что типичный запаздывающий рефлекс осуществляется лишь при определенном оптимальном тоне

кору головного мозга подопытной собаки. Всевозможные факторы внешней среды, вызывающие ориентировочную реакцию, нарушают нормальное течение запаздывающего рефлекса. Повышение возбудимости собак вызывает растормаживание запаздывания, а понижение — развитие сонливости и исчезновение фазы возбуждения рефлекса.

Значительный интерес представляют работы, появившиеся в последние годы, по изучению нервных процессов, и в частности, процессов торможения в филогенезе и онтогенезе (И. И. Чинка, 1953, 1954; В. В. Фанарджян, 1954; Н. М. Вавилова, 1955; Л. И. Стельмах, 1955; М. П. Клепцова, 1955 и др.).

И. И. Чинка не только подтвердил данные Ф. П. Майорова (1929) о зависимости степени развития внутреннего торможения от возраста щенков, но и получил новые данные, касающиеся характера и особенностей развития различных видов внутреннего торможения в различные возрастные периоды щенков. Что касается запаздывания, то по данным Чинки у трехмесячных щенков запаздывательное торможение не вырабатывается. На применение условного раздражителя оборонительной реакции щенки всегда отвечали общим возбуждением. У щенков 7—11-месячного возраста вырабатывается запаздывание. Автор отметил, что чем старше возраст, тем легче и скорее происходило возникновение запаздывания и упрочение его, т. е., что выработка запаздывания, как наиболее тонкого и совершенного механизма приспособления к внешней среде, происходит легче в более старшем возрасте, когда кора головного мозга и ее функции более развиты. Автор отметил, что развитие и упрочение запаздывательного торможения происходит позже и значительно труднее по сравнению с угасательным и дифференцировочным торможением. У разных щенят одного возраста скорость выработки запаздывающего рефлекса неодинакова и зависит от типа их нервной системы.

Данные, касающиеся характера выработки и свойств запаздывающих рефлексов, полученные методом секреторных условных рефлексов, полностью подтвердились и при исследовании методом двигательно-оборонительных рефлексов.

И. С. Беритов (1932) при выработке двигательно-оборонительного запаздывающего рефлекса на кожно-механический условный раздражитель наблюдал постепенное развитие запаздывания. Запаздывание развивалось через стадию прерывистых оборонительных движений: собака за время действия условного сигнала то поднимала ногу, то опускала ее. Через несколько сочетаний чесания кожи с оборонительной реакцией выработался типичный запаздывающий оборонительный условный рефлекс.

Е. Ф. Ларин (1938) детально исследовал возможность образования запаздывающих оборонительных рефлексов у голубей.

У трех голубей он вырабатывал запаздывающий рефлекс со зрительного, а у пяти — со слухового анализатора. Автор отметил, что у одних голубей рефлекс начинался к моменту присоединения подкрепления и постепенно передвигался при повторении к началу действия условного раздражителя. У других он начинался от начала действия условного раздражения, передвигаясь в следующих сочетаниях по направлению к моменту присоединения безусловного раздражителя, а затем становился относительно прочным или исчезал совсем. По данным автора, скорость образования запаздывающих оборонительных рефлексов у голубей при различных условиях их выработки, т. е. выработка сразу при значительном отставлении или же с короткоотставленных, приблизительно одинакова. Ларин показал, что образование оборонительного запаздывающего рефлекса у голубей с отставлением в 1,2,3 и 5 минут безусловного раздражения возможно. Однако в подавляющем большинстве случаев выработать прочный запаздывающий рефлекс не удастся вследствие быстрого развития процесса торможения и исчезновения фазы возбуждения рефлекса с появлением гипнотизации. Исчезнувший рефлекс мог быть обнаружен под влиянием растормаживающего действия постороннего агента.

И. А. Алексеева (1953), пользуясь методикой П. С. Купалова, вырабатывала у собаки запаздывающий рефлекс побежки к кормушке. Условным сигналом был двучленный раздражитель: вначале 10 секунд действовал звонок, а затем 10 секунд — метроном, и следовало подкрепление. После выработки рефлекса побежки к кормушке, время действия звонка было удлинено до 60 секунд. Вначале собака, как и в первых опытах, с началом действия звонка срывалась с места, бежала к станку и прыгала на него к кормушке, а затем, по мере опытов, реакция побежки наступала через 30—40 секунд от начала действия раздражителя. На 23 опыте собака отказалась от работы. С 30-го опыта в течение интервала и 60-ти секунд действия звонка собака спокойно лежала на коврик, она поднималась, бежала и вскакивала на станок только после включения метронома. Таким образом выработался запаздывающий рефлекс. Однако скоро развивалась сонливость, и при действии раздражителя собака засыпала. В опытах на той же собаке по классической слюноотделительной методике при применении того же двучленного раздражителя наблюдался сразу типичный запаздывающий слюноотделительный рефлекс. Автор указала, что выработка запаздывательного торможения — в условиях свободной двигательной деятельности — происходит с трудом, вызывая нарушения баланса между возбуждением и торможением, могущее привести к срыву высшей нервной деятельности.

На трудность выработки условных оборонительных рефлексов при значительном отставлении подкрепления от начала

действия условного раздражителя указывают опыты Ф. Р. Браш, Е. С. Браш и Р. Л. Соломона (Brush, Brush, Solomon, 1955). Авторами показано, что чем длиннее отставление, тем больше необходимо применить сочетаний условного и безусловного раздражителей для выработки и упрочения условного двигательного рефлекса.

В. К. Федоров (1955), пользуясь несколько усложненной методикой исследования, получил ряд интересных данных по физиологии двигательного анализатора.

В естественных условиях жизни у собаки возникают как экстренные, быстрые (прыжок, схватывание зубами и т. д.) движения, рассчитанные на немедленное безусловное подкрепление и с неподкреплением угасающие, так и длительные (подстерегание, выслеживание и т. п.) движения, которые рассчитаны на более позднее безусловное подкрепление. В последнем случае длительное условнорефлекторное сокращение мускулатуры не снижается ни торможением запаздывания, ни угасательным торможением. Чем же объяснить эту особенность двигательного анализатора? Этот вопрос Федоров решает на примере выработки запаздывающего рефлекса.

У собаки Звонарь был выработан условный слюноотделительный пищевой рефлекс на комплексный раздражитель — проприоцептивное раздражение и звук звонка. Собака активно нажимала на баллон, включающий при помощи пневматической передачи электрический звонок. При этом через 20 секунд подавалась еда. Во время еды экспериментатор подтягивал баллон за веревку и через интервалы ■ 3, а затем 5 минут опускал его на доску перед собакой. После опускания баллона на доску собака сразу клала лапу на баллон и нажимом на него включала звонок, после чего через 20 секунд снова подавалась кормушка. Неточные и кратковременные нажимы лапой на баллон не подкреплялись едой, т. е. были отдифференцированы. После упрочения этого рефлекса автор начал вырабатывать запаздывающий рефлекс с отставлением на 3 минуты. Удлинение времени действия раздражителя постепенно было доведено до 3-х минут. При этом запаздывание выработалось лишь на слюнном рефлексе, «двигательный же компонент оставался свободным от торможения: как только баллон опускался на доску перед собакой, она сразу клала лапу и удерживала ее на нем с большим напряжением всей мускулатуры тела...» (стр. 73). Более того, удлинение времени изолированного действия звонка до 30 минут не вызвало ослабления двигательной реакции нажимания лапой на баллон, а, наоборот, скорее вызвало ее усиление. В опытах на другой собаке (Тарзан) автору удалось показать, что и в двигательном анализаторе развивается запаздывание. У Тарзана был выработан условный пищевой

слюнный рефлекс на комплексный раздражитель — движение лапы и нажатие на столик и звук телефона. Экспериментатор включал звуковой раздражитель и подавал кормушку через 20 секунд лишь тогда, когда собака клала лапу на столик. Подкрепление следовало всегда независимо от количества двигательных реакций и длительности пребывания лапы на столике. После упрочения рефлекса время изолированного действия звукового компонента комплексного раздражителя было сразу удлинено до 3-х минут. При этом постепенно выработалось запаздывание не только условно-секреторного эффекта, но и двигательной реакции. Тарзан поднимал лапу и клал на столик лишь в конце 3-й минуты, т. е. перед моментом безусловного подкрепления или же в первые секунды 4-й минуты, т. е. в момент подачи еды.

Автор считает, что так как в силу двустороннего проведения процесса возбуждения по путям временных связей пассивное сгибание лапы превратилось в активное и вошло в виде искусственного выработанного компонента естественной двигательной пищевой реакции, то при выработке запаздывающего рефлекса запаздывательное торможение проявилось не только на секреторной реакции, но и на этом двигательном компоненте. У первой же собаки (Звоняря) в связи с тем, что при выработке отставленного на 20 секунд рефлекса на комплексный раздражитель преждевременные снимания лапы с баллона не подкреплялись едой и приобрели тормозное значение, т. е. стали дифференцировкой к положительному пищевому рефлексу на комплексный раздражитель, это сделало положительный двигательный рефлекс недоступным для влияния запаздывательного торможения (стр. 76).

Л. В. Алексеева (1956) в опытах на обезьянах (павианах), у которых ранее были выработаны двигательно-пищевые условные рефлексы в форме нажима на рычаг, показала, что при постепенном удлинении времени изолированного действия условного раздражителя от 10 секунд до полутора минут образуются запаздывающие рефлексы. Автор наблюдала иррадиацию запаздывательного торможения, выражавшуюся в укреплении дифференцировки и в запаздывании условного эффекта на другие условные раздражители.

Очень важное значение имеют исследования запаздывающих рефлексов у людей. Изучение запаздывающих рефлексов на человеке имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Воспитание и развитие у детей дисциплинированности «ждать», «терпеть», проявлять выдержку в той или иной жизненной ситуации базируется на выработке и тренировке тормозных процессов, в частности, запаздывательного торможения. Поэтому педагогические приемы, направленные на воспитание этих качеств у человека, должны быть основаны на знании

физиологических особенностей детского организма. И. П. Павлов неоднократно подчеркивал, что «все законы воспитания и развития должны быть основаны на физиологии» (И. П. Павлов, 1923 в., 1951, т. III, кн. 2, стр. 432).

В условиях нервно-психиатрической клиники выработка запаздывающего рефлекса у больного человека может быть одним из показателей глубины нарушения силы, уравновешенности и подвижности основных нервных процессов.

В лаборатории Н. И. Красногорского, а затем и в лаборатории А. Г. Иванова-Смоленского при использовании метода условных рефлексов были начаты систематические исследования динамики развития и становления видов внутреннего торможения у детей разного возраста. Первые исследования запаздывания у детей были проведены Л. В. Полосиной (1930). Опыты проводились по речедвигательной методике на 10-ти испытуемых детях 12-летнего возраста. Условный раздражитель — темно-зеленый свет — длился в течение одной минуты и затем подкреплялся приказом «нажми на баллон». Каждые 5 секунд действия раздражителя отмечалась реакция испытуемых. Реакции нажима на баллон, возникавшие на протяжении первых 30-ти секунд действия условного раздражителя, автор относил к преждевременным рефлексам, а реакции, наступавшие после первых 30-ти секунд, т. е. к концу действия раздражителя, — к запаздывающим рефлексам. Автором установлено, что развитие запаздывания представляет довольно трудную задачу для нервной системы ребенка и требует 45—300 сочетаний. Показано, что выработка запаздывания у детей протекает неодинаково: у одних — с преобладанием процесса возбуждения — развитию запаздывания предшествуют преждевременные рефлексы; у других — с преобладанием тормозного процесса — преждевременные рефлексы, как правило, не возникают; условные рефлексы долгое время отсутствуют, а появившись, легко исчезают. У некоторых испытуемых наблюдались колебания то в сторону преждевременных рефлексов, то в сторону исчезновения ответной реакции запаздывающего рефлекса. Л. В. Полосина отметила, что во время выработки запаздывающего рефлекса наблюдается появление у детей сонливости и общей вялости. С выработкой запаздывания сонливость у детей исчезала.

На трудность выработки запаздывающего рефлекса у детей указывают также Маринеско и Крейнделер (Marinesco et Kreidler, 1933). Они считают, что запаздывающие рефлексы играют очень важную роль в жизни человека, в частности при помощи их механизма происходит ориентировка во времени.

К. И. Герман (1940) вырабатывала запаздывающий рефлекс у 20-ти детей 12-летнего и у 15-ти детей 5-летнего возраста. Условным раздражителем был звонок средней силы, подкрепляемый на 11-й секунде приказом «нажми» и конфетой. Если

ребенок сжимал резиновую грушу на 9—10—11 секунде звучания звонка до приказа «нажми», то рефлекс считался выработанным. Оказалось, что для детей 5-летнего возраста выработка запаздывающего рефлекса при данных условиях опыта является непосильной задачей. У 7-ми детей вовсе не выработался запаздывающий рефлекс; у 6-ти он был непостоянным и лишь изредка появлялся; у 2-х детей отмечено более частое появление запаздывающего рефлекса. Основной помехой выработки и проявления запаздывающего рефлекса было быстрое развитие сонливости детей во время опытов. У некоторых детей во время опытов появлялись такие реакции, как затыкание ушей, зажмуривание глаз, отворачивание, попытки уйти и т. п., т. е. целый ряд оборонительных реакций, свидетельствующих о трудности представленной им задачи.

Из 20-ти детей 12-летнего возраста, у 12-ти выработался запаздывающий рефлекс и стал прочным после 113 сочетаний; у 7-ми — запаздывание было несовершенным, а у одного ребенка условная реакция полностью отсутствовала на протяжении свыше 200 сочетаний. Повторное проведение опытов на 6-ти испытуемых, имевших ранее выработанный запаздывающий рефлекс, после 4-месячного перерыва в работе у одних был налицо, у других восстанавливался в первый же опытный день. Выработка второго по очереди запаздывающего рефлекса с другого анализатора на первую эффекторную двигательную реакцию происходила значительно быстрее. Автор считает, что ускорение выработки второго запаздывающего рефлекса обусловлено тождественной обстановкой опыта в первом и во втором случаях, а также фактором времени, который принимает участие в выработке запаздывающего рефлекса.

Опыты на детях по выработке запаздывающего рефлекса показали, что запаздывательное торможение является для них наиболее трудным видом торможения. У детей младшего возраста оно не вырабатывается, а у детей старшего возраста вырабатывается значительно медленнее, чем дифференцировочное (О. П. Капустник, 1930; В. К. Фаддеева, 1930; Р. М. Пэн, 1940; Л. С. Блох, 1940 и др.), угасательное торможение (О. П. Капустник и В. К. Фаддеева, 1930; Л. Е. Хозак, 1940) и условный тормоз (Н. Г. Гарцштейн, 1930; Р. М. Пэн и М. А. Невской, 1940 и др.).

Заслуживают внимания исследования запаздывающих рефлексов у взрослых людей, здоровых и больных истерическим неврозом, проведенные Т. В. Плешковой (1953, 1956). Автором проведено исследование на 8 практически здоровых и на 13 больных истерическим неврозом методом условных мигательных рефлексов. В одной группе испытуемых вырабатывался короткий условный рефлекс (на 2 секунды отставление) и по его упрочению отставление сразу было удлинено до 10 секунд. У 2-й группы испытуемых исследование сразу началось

с отставления ■ 10 секунд. Запаздывающим рефлекс считался в том случае, если период его запаздывания был не меньше 4-х секунд, прочным — когда эффект запаздывания продолжается 8—10 раз подряд.

Данные Плешковой показали, что выработка и упрочение короткоотставленных рефлексов у больных истерическим неврозом происходит во много раз медленнее, чем у здоровых. При удлинении отставления до 10 секунд у здоровых запаздывающий рефлекс выработался и упрочился с 18—42-го сочетания, а у больных (8 человек) вовсе не выработался, несмотря на большее количество сочетаний (до 673). При выработке запаздывающего рефлекса без предварительного образования короткоотставленного у здоровых испытуемых запаздывание появилось на 2—5 сочетания и упрочилось на 51—70 сочетаниях. У больных (5 человек) не выработался прочный запаздывающий рефлекс, несмотря на 148—825 сочетаний. Автор сделал вывод, что развитие запаздывания является трудной задачей для больных истерическим неврозом. Эта трудность усугубляется еще резко выраженным у них внешним торможением. В связи с этим рефлексы у большинства испытуемых больных часто не имели отражения во второй сигнальной системе.

Данные по изучению запаздывающих рефлексов у людей с точки зрения понимания сути механизма развития запаздывания не внесли чего-либо существенно нового по сравнению с тем, что было получено в опытах на животных. Однако изучение запаздывающих рефлексов у человека здорового и больного, в частности, в онтогенетическом разрезе, вскрывают целый ряд особенностей основных нервных процессов, лежащих в основе высшей нервной деятельности человека. Поэтому нам кажется, что дальнейшие исследования в этом направлении крайне необходимы.

Как было уже упомянуто, скорость образования запаздывающих рефлексов, их прочность зависит также и от способа их выработки.

В лаборатории И. П. Павлова применялись различные способы образования запаздывающих условных рефлексов. В шестой лекции о работе больших полушарий головного мозга, которую он посвятил третьему случаю внутреннего торможения — запаздыванию, И. П. Павлов указал, что запаздывание может быть достигнуто разными приемами: 1) или, начав с совпадающего условного рефлекса, постепенно увеличивать время изолированного действия условного раздражителя до определенного предела (2—3 мин.); 2) или с совпадающего условного рефлекса сразу перейти на отставление до 2—3 мин.; 3) или, наконец, начинать опыты с самого начала при значительном отставлении. Этот последний прием, указывает И. П. Павлов, «...едва ли возможен, по крайней мере у огромного большинства собак потому,

что собаки в таких случаях скоро погружаются в сонливое состояние, и тогда получить у них условный рефлекс не удастся. Из-за указанной трудности этот последний прием не был у нас достаточно исследован» (И. П. Павлов, Полное собр. соч., 1951, т. IV, стр. 102).

Упомянутые приемы выработки запаздывающих условных рефлексов применялись главным образом у животных, у которых одновременно подкреплялись короткоотставленные условные рефлексы или же перед этим они долго практиковались. Поэтому, естественно, возникала необходимость проследить за динамикой образования запаздывающих рефлексов у животных до выработки у них каких-либо искусственных условных рефлексов.

Как видно из приведенных литературных данных, благодаря исследованиям многих авторов получен значительный экспериментальный материал, дающий представление об особенностях и свойствах запаздывающих рефлексов. Однако до сего времени не решены следующие вопросы:

- 1) о динамике образования запаздывающих условных рефлексов при выработке их на систему условных раздражителей сразу при значительном отставлении подкрепления;
- 2) о зависимости динамики образования запаздывающих условных рефлексов от силы условных раздражителей;
- 3) об особенностях образования запаздывающих условных рефлексов у животных разного типа нервной системы.

* *
*

Мы упоминали, что выработанные запаздывающие условные рефлексы подвергаются резкому изменению под влиянием всевозможных внутренних и внешних факторов. Первые наблюдения по изучению влияния посторонних раздражителей на запаздывающий рефлекс обнаружили явление растормаживания, которое затем послужило основным приемом для классификации торможений. Проблема растормаживания торможения и по сей день остается первостепенной и важной проблемой современной физиологии и медицины. На освещении вопроса о растормаживании мы остановимся более подробно в следующей главе.

ГЛАВА II

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ЗАПАЗДЫВАЮЩИХ РЕФЛЕКСОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОСТОРОННИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ. РАСТОРМАЖИВАНИЕ

С фактом изменения условного рефлекса под влиянием посторонних раздражителей встретились авторы первых работ по условным рефлексам И. Ф. Толочинов (1903) и Б. П. Бабкин (1904). Ими было отмечено, что внешние раздражители, и особенно те, которые вызывают у собаки двигательную реакцию, тормозят условный рефлекс и растормаживают угасший. Б. П. Бабкиным отмечено, что для правильности хода угасания необходимо полное тождество обстановки. Всякий новый раздражитель нарушает угасание, и угасший рефлекс снова как бы восстанавливается. Незначительные изменения внешних условий (появление нового лица и т. д.) служат «достаточной причиной для восстановления угасшего условного рефлекса» (стр. 70—71).

По существу, Толочинов и Бабкин встретились с явлением внешнего торможения и растормаживания, но тогда они не были ими квалифицированы как таковые.

Вскоре и другие сотрудники И. П. Павлова встретились с фактом изменения течения условных рефлексов под влиянием посторонних раздражителей. Попытки В. Н. Болдырева (1905), (1906), Н. А. Кашерининовой (1906, 1908), Е. Е. Воскобойниковой-Гранстрем (1906) продемонстрировать Павлову образованные у подопытных собак искусственные рефлексы часто терпели неудачу, так как в присутствии И. П. Павлова на опыте рефлексы тормозились. Но как только Иван Петрович учащал свои визиты в экспериментальную комнату и, таким образом, его появление становилось привычным для собаки, тормозящий эффект с его появлением не возникал, и рефлекс протекал нормально, как и в опытах в присутствии лишь одного экспериментатора. Из этих наблюдений стало ясно, что многие посторонние раздражители могут оказывать тормозящее действие на условный рефлекс. Все дальнейшие исследования полностью подтвердили

справедливость этих наблюдений (П. Н. Васильев, 1906; Г. В. Миштовт, 1906, 1907; Г. П. Зеленый, 1907; И. Я. Перельцвейг, 1907; И. А. Кашерининова, 1908; Э. М. Эльяссон, 1908 и др.). Установлено, что конечный результат условного рефлекса при суммарном действии условного и постороннего раздражителя зависит от их силы. Посторонний раздражитель, вызывающий более сильную реакцию со стороны животного, вызывает и более сильный эффект торможения. Как только вследствие частого применения посторонний раздражитель становился привычным для собаки и не вызывал больше ориентировочной реакции, тормозное его действие ослаблялось и исчезало. Ввиду свойства посторонних раздражителей терять от повторения свое первоначальное тормозное действие И. П. Павлов (1910а) назвал их гаснущими тормозами. Такое название было оправдано и тем, что уже тогда в лаборатории И. П. Павлова встретились с фактом постоянного, выработанного тормоза (П. Н. Васильев, 1906; Г. В. Миштовт, 1907). П. Н. Васильев время от времени присоединял посторонний раздражитель — стук метронома или свет лампы в 16 свечей к условному раздражителю — чесанию и совместное действие этой комбинации не подкреплял. Применяя метроном одновременно с чесанием, он наблюдал три фазы: 1) фазу торможения; 2) фазу отсутствия торможения и снова 3) фазу торможения (условный тормоз — П. Х.). Автор считал, что сперва звук метронома действует как сильный и неожиданный раздражитель, затем он делается обычным раздражителем и, наконец, становится сигналом чесания без последующего вливания кислоты. Пробуя комбинацию света с чесанием, автор наблюдал лишь последние две фазы, т. е. свет, как менее сильный раздражитель, не оказал вначале тормозного действия, а торможение выработалось постепенно.

Исследования Г. В. Миштовта в этом направлении стали предметом его докторской диссертации. Первоначально перед Миштовтом была поставлена задача выработать условный рефлекс на почве другого, тоже условного. Однако, опыты его привели к открытию условного тормоза.

Г. В. Миштовт (1907) выработал у собаки кислотный слюнный рефлекс на стук метронома. Чесание, нагревание до 50°C , охлаждение до $4-5 - 1-0^{\circ}\text{R}$ определенного участка кожи, свет лампы в 16 свечей были посторонними раздражителями. Испытывая одновременно действие метронома и одного из указанных посторонних раздражителей и не подкрепляя действие комбинации, он наблюдал «...постепенное ослабление условного рефлекса и даже полное торможение его» (стр. 92). Наиболее сильным тормозом оказалось чесание и слабым — местное охлаждение кожи температурой $4-5^{\circ}\text{R}$. Автором было отмечено, что условный рефлекс, испытанный после применения комбинированного раздражения, в большинстве случаев ■ большей или

меньшей степени был заторможен. Этим самым автор подтвердил наличие последовательного торможения, которое впервые наблюдал П. Н. Васильев (1906), А. В. Палладин (1906).

Данные Васильева и Миштовта были подтверждены многими исследователями (Г. П. Зеленый, 1907; И. Я. Перельцвейг, 1907; М. Э. Эльяссон, 1908; Н. А. Кашерининова, 1908 и другие).

В диссертации И. Я. Перельцвейга имеется первое указание на так называемый простой тормоз. Он отмечал, что кислотный условный рефлекс тормозится различными инородными химическими раздражениями слизистой оболочки полости рта. Степень этого торможения зависит от прочности рефлекса. Это торможение позже детально исследовал А. З. Былина, 1910; Я. Е. Егоров, 1911 и подтвердили его как специальный вид внешнего торможения, как простой, негаснущий тормоз. Ими было подчеркнуто, что действие необычных раздражителей на условный рефлекс имеет характер гаснущего тормоза.

Перельцвейг сделал попытку объяснить механизм угасания рефлекса при его применении и неподкреплении. Он предполагал, что при угашении возбудимость условного центра повышается, а безусловного (кислотного) центра, в силу принципа борьбы центров, снижается, угнетается. Таким образом, угасание понималось как внешнее торможение. Однако такое мнение просуществовало лишь до конца 1907 года. Уже в 1907 году на основании довольно значительного экспериментального материала зарождалась идея о корковом, внутреннем торможении. Лаборатория И. П. Павлова все более и более склонялась к мысли, что угасание относится к процессам внутреннего торможения; допускалась возможность существования возбуждения и торможения в пределах одной рефлекторной дуги. Эта мысль нашла свое экспериментальное обоснование в работе И. В. Завадского (1907, 1908а) по вопросу о торможении и растормаживании условных рефлексов. Как было уже упомянуто (стр. 8—9), Завадский считал, что запаздывание условной реакции, наблюдаемое при удлинении действия условного раздражителя до его сочетания с безусловным, обусловлено развитием внутреннего торможения. Благодаря этому достигается наиболее тонкое и совершенное приспособление организма к изменившимся условиям внешней среды. Угасание, гаснущий тормоз и условный тормоз Завадский также относил к явлениям «временных приспособлений организма». Однако он считал, что явление угасания отличается от явления гаснущего тормоза и условного тормоза. «...Процесс угасания отличается от явления гаснущего и условного тормоза тем, что в этом случае для угнетения соответствующих центров не требуется никаких, кроме условных, внешних раздражителей», тогда как при гаснущих и условных тормозах «для понижения или уничтожения слюноотделительного эффекта необходимо присутствие,

кроме условного, еще и другого внешнего раздражителя» (стр. 110). На основании этого признака Завадский разделил все известные виды торможения на две категории: на внутреннее и внешнее торможение. К внутреннему торможению он относил запаздывание и угасание. Отметим, что работа Завадского положила начало дальнейшим плодотворным исследованиям проблемы внутреннего и внешнего торможений. Уже вскоре условный тормоз был перенесен из категории внешнего торможения в категорию внутреннего торможения (И. П. Павлов, 1910а; Н. И. Лепорский, 1911). Было открыто и изучено дифференцировочное торможение (В. В. Беляков, 1911); сонное торможение (А. А. Шишло, 1910; И. С. Соломонов, 1910; Н. А. Рожанский, 1913); торможение, лежащее в основе следовых рефлексов (П. П. Пименов, 1907; Ф. С. Гросман, 1909; В. М. Добровольский, 1911). Таким образом, к концу 1911 года были открыты и в основном изучены все виды внутреннего торможения.

Какие были еще основания у Завадского, кроме указанных выше, считать запаздывание и угасание внутренним торможением? Наблюдая за течением запаздывающего рефлекса, Завадский заметил, что под влиянием внезапного появления нового раздражителя (шум, разговор в соседней комнате и т. д.) возникало слюноотделение и в «недеятельную» фазу рефлекса. Естественно возник вопрос: «...может ли неспецифическое для слюноотделения звуковое раздражение вызвать уничтожение скрытого периода секреции?». С целью решения этого вопроса автор в отдельных испытаниях действия условного раздражителя (чесание) запаздывающего рефлекса перекрывал действием постороннего раздражителя (стук метронома). При этом он наблюдал слюноотделение в обычно «недеятельную» фазу и торможение слюноотделения в деятельную фазу рефлекса. Оказалось в данном случае, что один и тот же посторонний раздражитель (стук метронома), совпадая с действием условного раздражителя во времени «недеятельной» фазы, вызывает секрецию, а совпадая с деятельной фазой уменьшает величину слюноотделения.

Что же является раздражителем слюноотделительного рефлекса: чесание, метроном или то и другое? Применение метронома без чесания не вызывает слюноотделения, следовательно раздражителем является чесание, а действие метронома лишь способствует проявлению процесса возбуждения и первые моменты действия чесания. По этому поводу автор писал: «Так как я смотрю на образование недеятельной фазы запаздывающего рефлекса, как на следствие процессов внутреннего торможения, то влияние посторонних раздражителей на эту фазу лучше всего назвать растормаживанием, т. е. устранением тормоза» (Дисс. 1908, стр. 119).

Автор испытал влияние всевозможных посторонних раздражителей на течение запаздывающего рефлекса. Оказалось, что растормаживание возникает при действии посторонних раздражителей или их следов лишь определенной силы. Все испытанные посторонние раздражители по эффекту их действия на запаздывающий рефлекс он разделил на четыре группы: 1) индифферентные раздражители ($T^{\circ} - 5^{\circ}$ и $44^{\circ}C$, слабый запах камфоры) не оказывают влияния на течение рефлекса; 2) слабые раздражители ($T^{\circ} - 0,5^{\circ}$ и $50^{\circ}C$) — растормаживают «недеятельную» фазу; 3) раздражители средней силы (вертушка, метроном, чесание необычных мест и запах уксусного амила) — растормаживают «недеятельную» фазу и тормозят деятельную; 4) сильные раздражители (свистки, звонки, интенсивный запах камфоры) почти не изменяют «недеятельную» и тормозят деятельную фазу рефлекса. Автор указал, что порядок распределения раздражителей по силе их действия на запаздывающий рефлекс может быть разным; он зависит от индивидуальных свойств нервной системы различных животных, от того, с какими последствиями было связано данное внешнее влияние в предыдущей жизни животного и т. д. Поэтому вполне естественно, что один и тот же внешний раздражитель у одной собаки вызывает резко отрицательную реакцию, у другой — положительную, а у третьей вовсе не вызывает реакции.

Далее установлено, что при повторении применения одного и того же постороннего раздражителя его тормозящее и растормаживающее действие постепенно слабеет и может совершенно исчезнуть.

Установив факт растормаживания «недеятельной» фазы запаздывающего рефлекса под влиянием посторонних раздражителей и предполагая родство процесса запаздывания и угасания, Завадский допускал возможность растормаживания угасшего рефлекса при присоединении к нему постороннего агента, действие которого само по себе не имеет отношения к слюноотделению. Предположение полностью оправдалось. Присоединяя к условному раздражителю угасшего рефлекса действия постоянного раздражителя, автор наблюдал растормаживание угасания, т. е. временное восстановление угасшего рефлекса. Завадским было показано, что растормаживание наступает не только под влиянием действия растормаживающих агентов, а и под влиянием их следов. При этом имеет значение величина промежутка времени, через который, после действия растормаживающего раздражителя, испытывается заторможенный условный рефлекс: чем больше этот промежуток, тем меньше шансов получить растормаживание.

Сравнивая данные по растормаживанию запаздывания и угасания, автор пришел к выводу, что «разница между двумя явлениями не качественная, а только количественная: при уга-

сания...
условного...
периода...
прот...
гоя явления...
цию организм...
период времен...
для организм...
торможения со...
период раздра...
знаком немедл...
теля. С этой то...
под влиянием по...
шенно аналогич...
лекса» (Дисс. 1

Как мы уже
и в предшеств
64—87), Зеленог
и др. Однако их
обогащены иссл
ное объяснение.

Укажем такж
ный вопрос в л
становления у
побуждающими

И. Ф. Толоч
наблюдали восст
его через одну-т
от применения
ного раздражите
Перельцевейг (19
рефлекс после
(т. е. на поздн
отрицали данны
лекс восстановл
ния, на почве ко
своей концепции
ного, так и след
опыты упомяну
что противоречи
лишь в постанов

Таким образ
растормаживани
«устранение тор
явления», «зато
торможения, т. е
лов, 1910, а и б

сании слюноотделение исчезает на всем протяжении действия условного раздражителя, а образование длинного скрытого периода идет за счет утраты специфического действия только на протяжении начальной части условного раздражения. То и другое явления представляют из себя вполне целесообразную реакцию организма: как только слюноотделение в определенный период времени становится совершенно или отчасти ненужным для организма, нервная система путем процесса внутреннего торможения сокращает расход энергии и не реагирует на тот период раздражения, который в данное время не является признаком немедленно следующего за ним безусловного возбудителя. С этой точки зрения восстановление угасшего рефлекса под влиянием постороннего раздражителя можно считать совершенно аналогичным растормаживанию запаздывающего рефлекса» (Дисс., 1908, стр. 178—179).

Как мы уже упоминали, факт растормаживания наблюдался и в предшествующих исследованиях: Бабкина (1904, стр. 64—87), Зеленого (1907, стр. 93), Перельцвейга (1907, стр. 131) и др. Однако их единичные данные не только подтверждены и обогащены исследованием Завадского, но и получили правильное объяснение.

Укажем также, что Завадским был решен в то время спорный вопрос в лаборатории И. П. Павлова о возможности восстановления угасшего рефлекса всевозможными агентами, побуждающими слюнные железы к их деятельности.

И. Ф. Толочинов, Б. П. Бабкин, В. Н. Болдырев (1907) наблюдали восстановление угасающего рефлекса при испытании его через одну-три минуты после прекращения слюноотделения от применения безусловного как однородного, так и разнородного раздражителя. Г. П. Зеленый (1907), П. П. Пименов (1907), Перельцвейг (1907) и Эльяссон (1907), испытывая угасший рефлекс после безусловного раздражения через 10—13 минут (т. е. на поздних следах) и не наблюдая его восстановления, отрицали данные Бабкина и др. и считали, что угашенный рефлекс восстанавливается только от того безусловного раздражения, на почве которого он был образован. Завадский, исходя из своей концепции растормаживания и значения силы как наличного, так и следового раздражения для этого процесса, повторил опыты упомянутых авторов, подтвердил их данные и показал, что противоречие лежит не в фактическом материале, а только лишь в постановке опытов.

Таким образом, благодаря работе Завадского, явление растормаживания нашло свое признание и определилось как «устранение торможения», как «освобождение заторможенного явления», «заторможенного процесса» под влиянием внешнего торможения, т. е. как «торможение торможения» (И. П. Павлов, 1910, а и б, стр. 99 и 137).

Все дальнейшие исследования в лаборатории И. П. Павлова подтвердили наличие в нервной деятельности явления растормаживания. И. П. Павлов в то время даже говорил о существовании трех основных нервных процессов: возбуждения, торможения и растормаживания, утверждая, «что вся высшая нервная деятельность, как она проявляется в условных рефлексах, состоит из постоянного чередования или, лучше сказать, балансирования этих трех основных процессов: возбуждения, торможения и растормаживания» (И. П. Павлов, 1909, стр. 120).

Е. А. Нейц (1908) исследовал влияние условных рефлексов друг на друга и показал, что если испытывать один условный рефлекс сразу же после действия другого, то он тормозится последним; если же после действия условного рефлекса сразу применить раздражитель угасшего условного рефлекса, то угасший рефлекс растормаживается.

Ф. С. Гросман (1909) продолжил исследования Пименова по следовым условным рефлексам. Им было доказано, что следовой рефлекс, «являясь сначала генерализованным, может быть превращен в специфический». Далее автором установлено, что специализация следовых рефлексов непрочна, так как она легко разрушается; следовые рефлексы легко угасают и тормозятся. Степень торможения следового условного рефлекса посторонними раздражителями зависит от момента присоединения последнего к приуроченному раздражителю. Растормаживание начальной фазы следового рефлекса возникает лишь при действии постороннего раздражителя «соответствующей силы». На основании растормаживания начальной фазы следового условного рефлекса, Гросман считал, что ее природа такая же, как и «недействительной» фазы запаздывающего рефлекса.

М. А. Усиевич (1910) наблюдал растормаживание дифференцировки при повышении пищевой возбудимости. Автор рассматривал растормаживание как результат внешнего торможения с пищевого центра.

Специально изучением растормаживания условного тормоза занимался П. Н. Николаев (1910). Его докторская диссертация была логическим продолжением работы Васильева и Мишуты по исследованию условного тормоза. Четвертая и пятая главы его работы посвящены вопросу растормаживания условного тормоза гаснущими и простыми тормозами. Он установил факт растормаживания условного тормоза как под влиянием гаснущих тормозов, так и под влиянием простых тормозов. В его опытах также четко выступила зависимость эффекта торможения и растормаживания от силы растормаживающего агента. Сильный посторонний раздражитель не растормаживал условного тормоза и полностью тормозил условный положительный рефлекс. Посторонний раздражитель средней интенсивности растормаживал условный тормоз и лишь отчасти тормозил поло-

жительный условный рефлекс. Слабый посторонний раздражитель почти не растормаживал условного тормоза и совсем не тормозил условного рефлекса. Сильный простой тормоз растормаживал условный тормоз только в случае испытания на поздних следах. Из этих данных Николаев сделал вывод, «что растормаживание условных тормозов сразу может быть вызвано только посторонним раздражителем средней силы — именно таким, который тормозит тормоз, но не задерживает окончательно условного рефлекса» (стр. 98).

Таким образом Николаев подтвердил вывод Завадского о том, что для растормаживания требуются более слабые раздражители, чем для торможения. Другими словами: состояние внутреннего торможения значительно менее стойко сравнительно с состоянием возбуждения.

Оценивая данные по растормаживанию, И. П. Павлов (1910а) писал: «В настоящее время мы уже знаем, что процесс внутреннего торможения есть гораздо более рыхлый и подвижный процесс, чем процесс раздражения... Этот процесс внутреннего торможения подлечит, как и процесс условного раздражения, в свою очередь торможению. Мы имеем, таким образом, торможение торможения, иначе говоря — растормаживание, т. е. освобождение заторможенного процесса условного рефлекса. Но здесь возможно недоумение: ведь тормозится и то и другое, как я сказал, так откуда же возьмется растормаживание, т. е. что же может освободиться, когда наш тормоз тормозит и самый рефлекс. Простая разгадка дела лежит в следующем: как только что упомянуто, процесс внутреннего торможения гораздо подвижнее, чем процесс раздражения, и потому постоянно могут встретиться сами собой или быть подобраны такие интенсивности внешних агентов, играющих роль тормозов, которые только что достаточны, чтобы затормозить внутреннее торможение, но не настолько сильно, чтобы затормозить более стойкий процесс условного раздражения. Вот тогда-то только наступает растормаживание. Иначе говоря, имеется последовательный ряд интенсивностей тормозов: недействительная, растормаживающая и тормозящая» (стр. 137—139). Факт торможения и растормаживания с их закономерной сменой в зависимости от силы раздражителя произвел на И. П. Павлова огромное впечатление. Он говорил, что эти явления производили сильнейшее научное ощущение, которое он когда-либо испытывал во время своей научной деятельности.

К концу 1910 года исследования лаборатории И. П. Павлова выходят на широкую столбовую дорогу. Если в первые годы работы в «новой области» главным образом обращалось внимание на изучение условных рефлексов, то теперь в орбиту своих исследований И. П. Павлов включает аналитическую деятельность мозга; наметился постепенный переход к изучению свойств

основных нервных процессов — возбуждения и торможения. В то же время накапливались все новые и новые данные по растормаживанию внутреннего торможения (Н. И. Лепорский, 1911; В. В. Беляков, 1911; В. М. Добровольский, 1911; Я. Е. Егоров, 1911; И. М. Чеботарева, 1914; Э. Л. Горн, 1912; Г. В. Фольборт, 1912 и др.).

Уже тогда были единичные наблюдения по растормаживанию одного вида внутреннего торможения под влиянием другого вида внутреннего торможения (П. Н. Никифоровский, 1910; С. И. Потехин, 1911а; Н. И. Красногорский, 1911). Однако эти факты оставались в тени, так как придерживались концепции растормаживания, «торможение торможения» и явление растормаживания считали характерным лишь для действия внешних тормозов. В то время придерживались взгляда, что растормаживаются разнородные виды торможений, тогда как однородные виды торможений не растормаживают друг друга.

Явление растормаживания было основным показателем наличия тормозного процесса и послужило одним из главных экспериментальных доказательств об однородности различных видов внутреннего торможения. Так, Лепорский Н. И. (1911), сравнивая действие условного тормоза на другие виды внутреннего торможения (угасание, запаздывание, а также на другой условный тормоз) с действием гаснущих и простых тормозов и наблюдая растормаживание лишь при действии последних, пришел к выводу, что условный тормоз является особым видом внутреннего торможения подобно угасанию и запаздыванию и противоположен видам внешнего торможения — гаснущему и простому тормозам.

В. В. Беляков (1911) впервые подробно исследовал растормаживание звуковой дифференцировки и ее последовательного торможения под влиянием различных агентов из группы гаснущих и простых тормозов. Он показал, что степень растормаживания дифференцировки зависит от ее прочности, силы растормаживающего агента, пространственных отношений корковых пунктов, к которым адресуются раздражители, и от индивидуальных особенностей подопытных собак.

Наличие растормаживания дифференцировки и ее последовательного торможения было доказательством того, что в основе дифференцировки лежит процесс внутреннего торможения.

О. М. Чеботарева (1912) повторила опыты Лепорского и подтвердила его вывод о том, что условное торможение есть торможение внутреннее, а не внешнее. Кроме того, она показала, что под влиянием посторонних раздражителей растормаживается последовательное торможение, вызванное применением условного тормоза. Она, как и Беляков, наблюдала более сильный эффект растормаживания при действии постороннего раз-

дражителя тот
мозной рефлек
Г. В. Фольбор
ваемых тормоз
танных путем
угасательным
подчеркнуто,
различной степ
лексы. Фольбор
тормозных усло
процесс тормож
и условного тор
тами образова
тельно подтве
вследствие его
ником образ
центральной н
ствие в этих сл
ной возбужден

И. П. Павл
как функция
видов внутрен
«характеризую
тами», — гов
видов внутрен
ации, концент

Снова подч
ться только пр
нужно, чтобы
Если же агент
раздражитель,
могло бы бы
(стр. 233).

В этой стат
ния и возбужд
буждением, чт
кой раздраже
процессов пол
ральных проце
Павлов счита
ского материа
или менее ве
нервной систе
ратории И. П.
В ходе дальне
о растормажи

3-П. Д. х

дражителя того анализатора, к которому принадлежал и тормозной рефлекс.

Г. В. Фольборт (1912) наблюдал растормаживание так называемых тормозных условных рефлексов, т. е. рефлексов, выработанных путем сопровождения индифферентного раздражителя угасательным или условным торможением. Им было также подчеркнуто, что посторонние раздражители различной силы в различной степени растормаживают тормозные условные рефлексы. Фольборт на основании своих данных по образованию тормозных условных рефлексов сделал общий вывод о том, что процесс торможения, лежащий в основе угасания, задерживания и условного тормоза, «надо считать за активный процесс». Фактами образования «тормозных условных рефлексов» окончательно подтверждается, что отсутствие условного рефлекса, вследствие его угасания или задержек условным тормозом, никоим образом не является отсутствием деятельности, покоя центральной нервной системы и ясно указывается на присутствие в этих случаях своеобразной деятельности, противоположной возбуждению» (стр. 74).

И. П. Павлов (1912 б) в статье «Внутреннее торможение как функция больших полушарий» указал на общность всех видов внутреннего торможения. Виды внутреннего торможения «характеризуются несколькими общими, очень резкими чертами», — говорил И. П. Павлов. Общими свойствами всех видов внутреннего торможения Павлов считал явление иррадиации, концентрации и растормаживание.

Снова подчеркнуто, что «растормаживание может обнаружиться только при определенных условиях; именно для этого нужно, чтобы растормаживающий агент был средней силы. Если же агент большой силы, то он тормозит и самый условный раздражитель, и тогда, следовательно, не остается ничего, что могло бы быть освобождено от внутреннего торможения» (стр. 233).

В этой статье высказана также мысль о единстве торможения и возбуждения, «что торможение постоянно следует за возбуждением, что оно в некотором роде является как бы изнанкой раздражения». Идея единства противоположных нервных процессов положена в основу дальнейших исследований центральных процессов рефлекторной деятельности головного мозга. Павлов считал необходимым дальнейшее накопление фактического материала, ибо только он может быть «базой для более или менее верного представления о механизме центральной нервной системы» (стр. 234—235). В последующие годы в лаборатории И. П. Павлова накапливались все новые и новые экспериментальные данные о свойствах торможения и возбуждения. В ходе дальнейших исследований накапливались новые факты о растормаживании (Ю. П. Феокритова, 1912; М. Я. Безбокая,

1913; Н. А. Рожанский, 1913; М. М. Стукова, 1914; Л. В. Розова, 1914 и др.).

И. П. Павлов (1913а, б, 1914а, б) неоднократно подвергал обсуждению факт растормаживания. Он указывал, что «это особенное явление, которое представляет собой совершенно точный и всегда опять воспроизводимый факт...» (1913б, стр. 264). К этому времени в павловской лаборатории уже окончательно отказываются от взгляда на растормаживание, как на третий, наряду с возбуждением и торможением, основной нервный процесс, и пытаются понять его как результат взаимоотношений между двумя основными процессами — возбуждением и торможением. С этой точки зрения представляют интерес данные Л. В. Розовой (1914). Она исследовала действие простых и гаснущих тормозов и их комбинаций на условный кислотный и пищевой рефлекс. При комбинированном действии на кислотный условный рефлекс простого торможения, вызванного кормлением, и гаснущего тормоза происходила суммация действия этих двух торможений. При сочетании двух простых тормозов (кормление и вливание соды) также получилась суммация торможения кислотного рефлекса. На основании факта суммации простое и гаснущее торможение были отнесены к одной группе внешнего торможения. Несколько иные результаты получил автор при испытании комбинированного действия простого и гаснущего тормозов на пищевой условный рефлекс. Предварительно влитая в рот собаке кислота не только не вызывала торможения условного пищевого рефлекса, а наоборот, несколько его усиливала, растормаживала. Влияние гаснущего тормоза на пищевой рефлекс после предварительного вливания кислоты уменьшалось на ту величину, на которую рефлекс увеличивался при действии лишь одной кислоты. Розова придерживалась представления о растормаживании «как торможении торможения» и с этой точки зрения пыталась объяснить результаты своих опытов. Однако она указала на сложность отношений простого и гаснущего тормозов к условному пищевому рефлексу и допускала возможность различных объяснений. В частности, она предполагала, что «вливание кислоты вообще повышает возбудимость пищевого центра, и он после этого менее поддается торможению» (стр. 66).

В 1922 году лаборатория И. П. Павлова располагала уже довольно значительными экспериментальными данными по изучению иррадиации и концентрации процесса возбуждения и торможения (Н. И. Красногорский, 1911, 1920, 1923—1924; Н. П. Понизовский, 1913; М. К. Петрова, 1914; В. А. Дегтярева, 1914, Б. Я. Коган, 1914; А. М. Павлова, 1915; П. С. Купалов, 1915; Г. А. Анреп, 1917 а, б; М. М. Губергриц, 1917; Я. Я. Тен-Кате, 1921; В. М. Архангельский, 1922 и др.).

Новые факты привели И. П. Павлова (1922) к заключению

о необходимости коренным образом изменить старое представление о растормаживании, как «торможении торможения». Одним из поводов к отказу от старого понимания растормаживания послужило наблюдение за одновременным исчезновением сна и внутреннего торможения. По этому поводу И. П. Павлов писал: «Мы имеем хорошо выработанный отставленный на 3 минуты рефлекс, который при бодром состоянии животного постоянно дает эффект только после 1,5—2 минут. Если же мы будем действовать нашим условным раздражителем на заснувшее животное, то он, будя животное, сгоняя сон, вместе с тем уничтожает и внутреннее торможение, т. е. условный раздражитель теперь дает эффект сейчас же, недействительная фаза исчезает» (стр. 380—381). И далее: «...естественно было нам изменить наш взгляд на так называемое нами растормаживание условных рефлексов. Конечно, растормаживание есть очевидный и важный факт, когда внутреннее торможение, и хорошо уже выработанное, сразу исчезает под влиянием какого-либо постороннего раздражителя. Но его возможное понимание, по аналогии с торможением условного раздражения посторонними раздражителями (внешнее торможение), как торможение торможения, очень бы усложнило и без того чрезвычайно сложные нервные отношения. Теперь ему можно дать более простое объяснение. Как и в только что упомянутом случае исчезания торможения вместе со сном, всегда можно представить себе, что новый иррадиирующий раздражитель устраняет торможение...» (стр. 390). Следует отметить, что И. П. Павлов неоднократно указывал на сложность взаимоотношений возбуждения и торможения, на наше незнание природы нервных процессов. «Конечно, раз мы не знаем, что такое торможение, так же как и само раздражение и их взаимное отношение, — говорит Павлов, — не может быть и речи о фундаментальном объяснении растормаживания». И далее: «В таком случае получается, так сказать схематическое словесное основание считать и называть растормаживание торможением торможения, как мы ранее и выражались. Но это, конечно, не объяснение» (И. П. Павлов. Полное собр. соч., 1951, т. IV, стр. 81).

Высказанное И. П. Павловым новое понимание механизма растормаживания безусловно имело прогрессивное значение, так как требовало дальнейших исследований. Однако несмотря на накопление новых фактов, сущность растормаживания оставалась неясной. Было непонятно, почему и каким образом один и тот же посторонний раздражитель изменяет наличный центральный нервный процесс в обратный. И. П. Павлов неоднократно возвращался к рассмотрению данных Завадского о действии посторонних раздражителей на течение запаздывающего рефлекса и напоминал, что «искажение запаздывающего рефлекса находится в зависимости от силы ориентировочного реф-

лекса, который при своей средней интенсивности растормаживает первую фазу и тормозит вторую фазу. Что касается первой фазы, то там понятно: волна раздражения смыкает торможение и обнаруживает пищевое возбуждение. Но почему тормозится деятельная фаза?». И. П. Павлов допускал, что торможение фазы возбуждения рефлекса могло быть следствием запредельного торможения, возникающего в силу суммации двух возбуждений, или же результатом столкновения возбуждения центров разных безусловных рефлексов. (Павловские среды, т. 1, стр. 263).

Специально анализом действия посторонних раздражителей на течение запаздывающего рефлекса занимался В. В. Рикман (1932, 1933 гг., неопубликованные данные. См. Павловские среды, т. 1, стр. 207, 210, 282, 295, 300, 305, 319). Рикман повторил опыты Завадского. Он также применял посторонние раздражители различной силы. Причем испытывал их действие в сочетании с условным раздражителем не в течение полутора или трех минут, как это имело место в опытах Завадского, а лишь в течение 10 секунд в начале или первой, или второй, или третьей минуты изолированного действия раздражителя запаздывающего рефлекса. Получены следующие результаты.

1) Применение слабого постороннего раздражителя в начале первой или второй минуты запаздывающего рефлекса вызывало растормаживание запаздывания уже во время действия раздражителя. При этом величина условного эффекта за третью минуту почти не изменялась. Применение этого же раздражителя в начале третьей минуты вызывало торможение рефлекса. При уменьшении интенсивности раздражителя, а также длительности (до 1 сек.) раздражения тормозное его действие уменьшалось и исчезало.

2) Применение постороннего раздражителя средней силы в начале первой или второй минуты вызывало растормаживание лишь после прекращения действия раздражителя. Этот же раздражитель, присоединенный к третьей минуте, вызывал торможение рефлекса.

3) Присоединение сильного постороннего раздражителя к началу или первой, или второй, или третьей минуты действия условного раздражителя не вызывало изменения тормозной фазы и резко тормозило фазу возбуждения рефлекса.

Прежде чем перейти к изложению объяснения этих результатов, напомним, что И. П. Павлов на основании данных Рикмана сформулировал закон иррадиации и концентрации возбуждения и торможения в зависимости от силы раздражителя. Он говорил: «... при слабом напряжении этих процессов они с первого момента и с места их возникновения иррадиируют, при достаточно сильном — концентрируются и при чрезвычайно сильном — опять иррадиируют» (Павловские среды, т. 1, стр. 212; И. П. Павлов, 1932 б, стр. 196).

К тому времени
данных по иррадиации
(Д. С. Фурсиков,
В. В. Стрелков,
мыков, 1926, П. С. К.
Установлено, что ин-
тельная, возникает
ных процессов. Кон-
цируют противоре-
действия (одновремен-
раздражителя по око-
При ослаблении про-
даря иррадиации во-
рефлекс на всех эта-
буждение, возникнув-
руется с существующ-
обнаруживая в после-
нервной системе. Ра-
И. П. Павлов говори-
ние раздражительно-
время устраняет, см-
тельных пунктов их,
тельно действующим
ванием. При ирради-
ся понижение или п-
пунктов и усилен-
(И. П. Павлов, 1932
фактов, И. П. Павло-
щего рефлекса под-
являются результаты
ции и концентрации,
и 4) предела.
И. П. Павлов счита-
вызывает и слабый
возникнувшее при эт-
рий, устраняя тормо-
ясь с возбуждением
слегка ее усиливает.
усиливается и более
лекс. Поэтому вместе
силу суммации на мест-
ной возбуждения нали-
дельное торможение
ющего рефлекса уме-
сильном ориентирует
ное возбуждение с ор-
ется с торможением
ния рефлекса.

К тому времени в лаборатории Павлова уже было достаточно данных по изучению взаимной индукции нервных процессов (Д. С. Фурсиков, 1923, 1924а; Е. М. Крепс, 1923, 1924б, В. В. Строганов, 1923, 1926; И. П. Павлов, 1923 а, б; М. П. Калмыков, 1926, П. С. Купалов, 1926, 1929; К. М. Быков, 1930 и др.). Установлено, что индукция как положительная, так и отрицательная, возникает лишь при определении интенсивности нервных процессов. Когда процессы концентрируются, то они индуцируют противоположный процесс как на периферии во время действия (одновременная индукция), так и на месте действия раздражителя по окончании его (последовательная индукция). При ослаблении процессов происходит их иррадиация. Благодаря иррадиации возбуждения осуществляется суммационный рефлекс на всех этажах центральной нервной системы. Возбуждение, возникнув в одном пункте, распространяясь, суммируется с существующим возбуждением явным или латентным, обнаруживая в последнем случае скрытый очаг возбуждения в нервной системе. Разбирая эти свойства нервных процессов, И. П. Павлов говорит: «В больших полушариях... иррадиирование раздражительного процесса моментально и на короткое время устраняет, смывает торможение с тормозных, отрицательных пунктов их, делая эти пункты на это время положительно действующими. Это явление мы называем растормаживанием. При иррадиировании тормозного процесса наблюдается понижение или полное исчезание действия положительных пунктов и усиление действия отрицательных пунктов» (И. П. Павлов, 1932 в, стр. 223). Исходя из установленных фактов, И. П. Павлов считал, что все изменения запаздывающего рефлекса под влиянием посторонних раздражителей являются результатом действия четырех законов: 1) иррадиации и концентрации, 2) отрицательной индукции, 3) суммации и 4) предела.

И. П. Павлов считал, что слабый посторонний раздражитель вызывает и слабый ориентировочный рефлекс. Возбуждение, возникнувшее при этом, иррадирует по коре больших полушарий, устраняя торможение первой тормозной фазы, а, суммируясь с возбуждением второй фазы рефлекса, не изменяет или слегка ее усиливает. При усилении постороннего раздражителя усиливается и более длительно держится ориентировочный рефлекс. Поэтому вместе с растормаживанием тормозной фазы, в силу суммации наличного возбуждения с иррадировавшей волной возбуждения ориентировочного рефлекса, возникает предельное торможение и эффект последней минуты запаздывающего рефлекса уменьшается, тормозится. Наконец, при очень сильном ориентировочном рефлексе возникает концентрированное возбуждение с отрицательной индукцией, которая суммируется с торможением запаздывания и устраняет фазу возбуждения рефлекса.

Такое понимание механизма нарушений запаздывающего рефлекса под влиянием посторонних раздражителей сохраняется и по сей день.

На дальнейших литературных данных остановимся вкратце. П. С. Купалов (1933в) исследовал действие посторонних раздражителей перед применением положительного или тормозного условного раздражителей, чередующихся в стереотипе. Применяя их за 2 минуты до очередного тормозного кожно-механического раздражения, он наблюдал небольшой секреторный эффект от действия самых посторонних раздражителей, но только в последствии. При этом нарушается течение последующего тормозного рефлекса. Автор отмечает, что применение посторонних раздражителей нарушает иногда на несколько дней упроченную систему условных рефлексов и ведет к появлению слюноотделения ■ интервалах и растормаживанию условных рефлексов.

Ф. П. Майоров (1938а) с целью изучения интенсивности дифференцировочного торможения, выработанного на раздражители различной физической силы, наряду с другими приемами, применял прием растормаживания. Посторонний раздражитель присоединялся на 10 сек. в начале 20-секундного действия дифференцировочного агента. В этих опытах им было установлено большее растормаживание сильной дифференцировки по сравнению с более слабой.

А. М. Павлова (1945) изучала влияние постороннего раздражителя средней силы на течение следового и запаздывающего условных рефлексов. У собаки были одновременно выработаны запаздывающий рефлекс при отставлении подкрепления на 2 минуты и следовой с паузой 105 секунд до присоединения безусловного раздражения. Рефлексы стали прочными с 264-го сочетания. Посторонний раздражитель она применяла длительно 15 секунд в различное время течения рефлексов. Применение постороннего раздражителя с 15 по 30-ю сек. вызывало ограниченное во времени растормаживание «недеятельной» фазы рефлексов. Растормаживание имело место во время действия постороннего раздражителя, а с прекращением его слюноотделение снижалось до нуля. Деятельная фаза следового рефлекса не изменялась, запаздывающего — резко тормозилась. Применение растормаживающего агента с 30 по 45 сек. не вызывало изменения течения следового рефлекса и незначительно растормаживало запаздывающий рефлекс. Когда же действие постороннего раздражителя присоединялось на время с 45 по 60-ю сек., то это не отражалось на течении «недеятельной» фазы следового рефлекса, но резко усиливало его деятельную фазу; растормаживало «недеятельную» и незначительно затормаживало деятельную фазу запаздывающего рефлекса. Действие постороннего раздражителя во время течения деятельной

фазы не вызывало ее изменения в следовом рефлексе и усиливало в запаздывающем. По прекращении действия раздражителя деятельная фаза следового рефлекса не изменялась, запаздывающего — незначительно тормозилась. Павлова считает, что различия в действии постороннего раздражителя, наблюдавшиеся на следовом и запаздывающем рефлексах, зависят от природы торможения, лежащего в основе их «недеятельных фаз».

Данные, полученные при изучении изменений пищевых запаздывающих условных рефлексов под влиянием посторонних раздражителей, подтверждены и на запаздывающих двигательно-оборонительных рефлексах (И. С. Беритов, 1932; Е. Ф. Ларин, 1938 и др.). И. С. Беритов в опытах на одной собаке, у которой был выработан запаздывающий рефлекс поднимания передней лапы на чесание кожи спины, наблюдал растормаживание «недеятельной» фазы рефлекса при действии постороннего раздражителя. Автор считает, что растормаживание является результатом повышения возбудимости конечных пунктов поступательных связей и их превалирования над обратными временными связями.

Е. Ф. Ларин более подробно изучал влияние посторонних раздражителей различной физической силы на течение запаздывающего двигательно-оборонительного рефлекса у голубей. Автор подтвердил данные Завадского и считает, что в основе растормаживания лежит процесс устранения торможения, которое обуславливает запаздывание.

Явление торможения положительных и растормаживания тормозных рефлексов под влиянием действия посторонних раздражителей изучали на людях Н. И. Красногорский, 1913; Л. В. Полосина, 1930; З. Г. Лаврова, 1933; Л. Н. Норкина, 1940; К. И. Герман, 1940; Л. С. Богаченко, 1956 и др.

Л. В. Полосина в опытах на детях, у которых были выработаны запаздывающие двигательные рефлексy на речевом подкреплении, испытывала действие посторонних раздражителей разной силы. Ее опыты показали, что слабые раздражители не изменяют течения запаздывающего рефлекса или же незначительно растормаживают его «недеятельную» фазу; средней силы — растормаживают «недеятельную» фазу и затормаживают деятельную; сильные — не изменяют «недеятельную», затормаживают деятельную фазу и имеют большое последствие. К таким же выводам позже пришла К. И. Герман (1940).

Данные, полученные в опытах на людях о характере изменения запаздывающих рефлексов под влиянием посторонних раздражителей, вызывающих ориентировочный рефлекс, полностью согласуются с данными, полученными в опытах на животных. Следовательно, растормаживание представляет собой характерную особенность деятельности нервной системы и

является выражением сложных интимных взаимоотношений основных нервных процессов — возбуждения и торможения.

Подытоживая литературные данные, следует указать, что, несмотря на накопление значительного фактического материала по изучению растормаживания, сущность его и до настоящего времени остается неясной. Необходимы дальнейшие экспериментальные исследования явления растормаживания.

Растормаживание тормозных связей наступает не только под влиянием внешнего торможения. Оно иногда наблюдается и при одновременном или последовательном возникновении в коре больших полушарий различных видов внутреннего торможения. К изложению литературных данных по этому вопросу мы и переходим.

О РАСТОРМАЖИВАНИИ
РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ В

[illegible]

ГЛАВА III

О РАСТОРМАЖИВАНИИ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ВНУТРЕННЕГО ТОРМОЖЕНИЯ

Вопрос о взаимодействии различных видов внутреннего торможения был предметом изучения многих исследователей. Изучая одновременное или последовательное взаимодействие различных видов внутреннего торможения, одни авторы при этом наблюдали взаимное растормаживание, другие — суммацию, третьи — как суммацию, так и явление взаимного растормаживания. На факт растормаживания при одновременном взаимодействии двух видов внутреннего торможения впервые обратил внимание П. М. Никифоровский (1910а). Он присоединял действие условного тормоза к действию условного раздражителя запаздывающего рефлекса на время его тормозной фазы. При этом наблюдалось растормаживание запаздывания и усиления условного рефлекса. Растормаживание при повторном применении данной комбинации оказалось стойким и не угасало. Никифоровский полагал, что в этом случае раздражитель вошел в специальную связь с центром условного рефлекса и вместе оказался растормаживателем, поэтому он назвал его «выработанным или условным растормаживателем». Однако, в дальнейших своих исследованиях (дисс., 1910) автор, присоединяя условный тормоз к условному раздражителю запаздывающего рефлекса, уже не наблюдал растормаживания запаздывания; в то же время фаза возбуждения рефлекса тормозилась, т. е. условный тормоз обладал тормозным действием. Автор отметил, что при взаимодействии двух видов внутреннего торможения растормаживание наблюдается редко и что для его возникновения «...очевидно, необходимо известное соотношение двух сил: силы условного тормоза и силы внутреннего торможения» (дисс., стр. 11).

Указание на существование специального «условного растормаживателя» мы находим также в диссертации А. Н. Кудрина (1910) и в работе Г. П. Зеленого (1910).

Далее явление растормаживания при взаимодействии двух видов внутреннего торможения четко выступило в опытах С. И. Потехина (1911a). Для ускорения выработки запаздывающего рефлекса на условный натуральный раздражитель автор подвергал его угашению, наблюдая при этом не усиление запаздывания, а наоборот, ■ некоторых случаях его растормаживание.

Н. И. Красногорский (1911) наблюдал растормаживание дифференцировочного торможения при испытании одной кожно-механической дифференцировки на фоне последовательного торможения от другой кожно-механической дифференцировки.

Однако М. К. Петрова (1914) не наблюдала подобного явления растормаживания, применяя через различные промежутки времени (4, 5, 6, 7, 8, 10, 12 и 15 минут) кожно-механическую дифференцировку на фоне последовательного торможения от другой кожно-механической дифференцировки.

П. С. Купалов (1915) наблюдал усиление секреторного эффекта на одновременное применение двух, трех и пяти «инактивных» колодок, тогда как обычно каждая из этих колодок в отдельности давала нуль или небольшой условный эффект при наличии специализации рефлекса.

Г. В. Фольборт (1912) изучал одновременное взаимодействие условного тормоза с торможением, вызванным так называемым тормозным условным раздражителем. Применение такой комбинации тормозных раздражителей вызывало значительное отделение слюны. Это явление автор объяснил как результат действия двигательной реакции, возникающей при применении этой комбинации.

Г. В. Анреп (1917a) наблюдал растормаживание ранее выработанного одного вида внутреннего торможения в процессе выработки другого вида внутреннего торможения. Так, по его данным, полная дифференцировка растормаживается в период выработки условного тормоза. По мере выработки условного тормоза степень растормаживания уменьшается и исчезает, т. е. дифференцировка снова становится полной.

Примерно в те же годы другими авторами были получены и противоположные данные.

Так, И. В. Завадский (1908a), Ф. С. Гроссман (1909), В. В. Беляков (1911), Н. И. Лепорский (1911), Э. Л. Горн (1912), Н. А. Рожанский (1913), О. М. Чеботарева (1914) и др. при соединении двух видов внутреннего торможения наблюдали взаимное усиление, суммацию внутреннего торможения, т. е. отрицали факт взаимного растормаживания.

И. В. Завадский в опытах с угашением запаздывающих рефлексов, выработанных на кислотном подкреплении, наблюдал суммацию угасательного и запаздывательного торможения. С каждым неподкреплением удлинялся период запаздывания и

уменьшалась величина секреции за время фазы возбуждения. Ф. С. Гроссман, подвергая процедуре угашения следовые условные рефлексы, наблюдал очень быстрое их угашение.

В. В. Беляков наблюдал усиление последовательного торможения после повторения несколько раз подряд дифференцировочного тона.

Н. И. Лепорский изучал действие условного торможения на угасательное, запаздывательное и условное торможение. Опыты заключались в том, что через равные промежутки времени в 5—6 мин. производилось глубокое угашение условного рефлекса на зрительный или звуковой раздражитель. Затем, через такой же промежуток времени, он к действию раздражителя, на который был угашен рефлекс, присоединял тормозной агент. При этом угасший рефлекс не растормаживался. Это дало автору повод утверждать, что условное торможение является идентичным другому виду внутреннего торможения — угасательному. Далее, образовав запаздывающий на 2 мин. рефлекс, он присоединял к нему условный тормоз и также не наблюдал растормаживания. Наконец, он выработал у своих собак по два условных тормоза, затем испытывал действие комбинации условного раздражителя и тормоза с присоединением другого условного тормоза. При этом, как и в первых сериях опытов, присоединяемый другой условный тормоз не оказывал растормаживающего действия на первый условный тормоз.

Э. Л. Горн (1912), по предложению И. П. Павлова, изучал взаимоотношения между процессами угасания и запаздывания, условного торможения и запаздывания. У собак (Волчок, Курчавка, Норка) были выработаны отставленные и запаздывающие условные рефлексы. Опыт по испытанию взаимодействия двух видов внутреннего торможения проходил следующим образом. В начале опыта Горн испытывал запаздывающий условный рефлекс, затем через 3 мин. производил угашение условного рефлекса на тон или свет до 2-х нулей и немедленно или через 1,5—3-минутный промежуток времени вновь испытывал соответствующий запаздывающий условный рефлекс. В большинстве случаев он наблюдал при этом усиление запаздывания. В трех опытах у собаки Волчок, испытывая немедленно после угашения условного рефлекса на тон запаздывающий рефлекс на метроном, он наблюдал резкое растормаживание фазы торможения и торможение фазы возбуждения запаздывающего рефлекса. Такой характер растормаживания при взаимодействии угасательного и запаздывательного торможения Горн объяснил ориентировочной реакцией: «...один вид внутреннего торможения — угасание может действовать на другой вид внутреннего торможения — запаздывание, подобно агенту из группы внешнего торможения».

В опытах угашения запаздывающего рефлекса (опыты на

Норке), а также испытания запаздывающего рефлекса непосредственно после условного тормоза Горн не наблюдал растормаживания запаздывания. На основании своих экспериментов Горн приходит к выводу, что присоединение к последовательному торможению (от угасательного, условного) запаздывательного торможения происходит усиление последнего.

Логическим продолжением работы Лепорского были исследования О. М. Чеботаревой (1912), подтверждавшей его данные. Применяя через равные промежутки времени условные тормозы, угашая тормозный компонент и присоединяя к нему условную тормозную комбинацию и т. д., она наблюдала суммацию условного торможения, выражавшуюся в усилении последовательного торможения.

Н. А. Рожанский (1913) наблюдал, что все виды внутреннего торможения (угасательное, дифференцировочное и запаздывательное) ведут к развитию сонного торможения.

В. А. Дегтярева (1914), изучая взаимоотношения условного торможения и угасания условных рефлексов, пришла к выводу, что «условное торможение не усиливает внутреннего торможения, возникающего при угасании условных рефлексов».

М. К. Петрова (1924) наблюдала суммацию угасательного и запаздывательного торможения у собак разного типа нервной системы. Так, у Пострела (собаки с явным преобладанием процесса возбуждения) в первый день угашения запаздывающий рефлекс на бульканье не угас при девятикратном применении раздражителя без подкрепления. Угашение сопровождалось повышением двигательной возбудимости, одышкой и значительным слюноотделением. На следующий день, уже на второе применение бульканья без подкрепления едой, наблюдалось полное угасание рефлекса. У Милорда — собаки уравновешенной, спокойной с преобладанием тормозного процесса — в первый день угашения запаздывающий рефлекс на бульканье угас после 8-ми неподкреплений.

В 30-х годах вопрос о взаимном растормаживании различных видов внутреннего торможения снова подвергался экспериментальному исследованию.

А. Г. Иванов-Смоленский (1932а) провел систематическое исследование взаимодействия между всеми видами внутреннего торможения. Он испытывал дифференцировку после дифференцировки, действие условного тормоза после дифференцировки и, наоборот, дифференцировку после условного тормоза, влияние угасательного торможения на условное и дифференцировочное, применение запаздывающего рефлекса после условного тормоза и дифференцировок. Эксперименты ставились таким образом, что в день опыта испытывался на втором или третьем месте какой-либо тормозный раздражитель, а затем тот же раздражитель применялся через 1, 2, 3, 5 или 7 минут после действия дру-

того торможения...
контрастные...
и на том же месте...
т. е. подвешива...
ние от раздражителя...
Экспериментальное...
имное растормаживание...
ходило при интервале...
При меньшей паузе между...
шинстве случаев растормажив...
далось растормаживание...
применении тормозных ре...
довательном применении...
суммация видов внутреннего...
ленского установили налицо...
ния видов внутреннего тор...
характер.

А. О. Долин (1949)* в...
были выработаны отставле...
120 ударов в одну минуту...
ном 60 ударов в одну мину...
на тон 300 колебаний в од...
ного пищевого подкреплен...
менную суммацию диффе...
торможений. С этой целью...
10—30 секунд к действию...
рефлекса в тормозную фа...
случаях применения ди...
запаздывающего рефлекс...
во время совместного де...
последующая фаза воз...
живалась. При этом да...
на подкрепляемый раздр...
Несмотря на расторма...
цировочного и запаздыв...
считал, что происходило...
суммации, проявление ко...
в деятельную фазу запа...
безусловной секреторной...
при этом также допол...
индукции от экстренно во...
буждения» (стр. 289).

Обсуждая эти опыты...
этом происходит суммат...
вания является следстви...
ориентировочной реакци...

* Работа выполнена в...

того тормозного раздражителя. Параллельно с этим ставились контрольные опыты, в которых через те же промежутки времени и на том же месте испытывались положительные раздражители, т. е. подводимые точно так же под последовательное торможение от предшествующего тормозного раздражителя.

Экспериментальный материал автора показывает, что взаимное растормаживание видов внутреннего торможения происходило при интервале между обоими тормозами в 5—7 минут. При меньшей паузе между тормозными раздражителями в большинстве случаев растормаживания не наблюдалось. Не наблюдалось растормаживания и при многократном последовательном применении тормозных рефлексов. При многократном последовательном применении тормозных рефлексов имела место суммация видов внутреннего торможения. Опыты Иванова-Смоленского установили наличие факта взаимного растормаживания видов внутреннего торможения и показали его фазовый характер.

А. О. Долин (1949) * в опытах на одной собаке, у которой были выработаны отставленный условный рефлекс на метроном 120 ударов в одну минуту (М-120), дифференцировка на метроном 60 ударов в одну минуту (М-60) и запаздывающий рефлекс на тон 300 колебаний в одну секунду с отставлением безусловного пищевого подкрепления на 2 минуты, испытывал одновременную суммацию дифференцировочного и запаздывательного торможений. С этой целью действие М-60 он присоединял на 10—30 секунд к действию раздражителя запаздывающего рефлекса в тормозную фазу или в фазу возбуждения. Во всех случаях применения дифференцировки в тормозную фазу запаздывающего рефлекса наступал эффект растормаживания во время совместного действия обоих раздражителей, однако последующая фаза возбуждения при этом резко затормаживалась. При этом даже уменьшался безусловный рефлекс на подкрепляемый раздражитель запаздывающего рефлекса.

Несмотря на растормаживание при суммировании дифференцировочного и запаздывательного торможения, автор все же считал, что происходило усиление торможения в результате его суммации, проявление которой он видел в уменьшении секреции в деятельную фазу запаздывающего рефлекса и в уменьшении безусловной секреторной реакции. Однако автор не исключил при этом также дополнительного влияния «отрицательной индукции от экстренно возникающего на фоне торможения возбуждения» (стр. 289).

Обсуждая эти опыты Долина, И. П. Павлов считал, что при этом происходит суммация торможения, в факт растормаживания является следствием неполной дифференцировки или же ориентировочной реакции. И. П. Павлов считал, что нужно

* Работа выполнена в 1933 г.

«дальше провести такие же опыты с полной дифференцировкой, которая никогда не растормаживается и у которой нет элементов ориентировочного рефлекса» (Павловские среды, 1949, т. II, стр. 76).

О. К. Марцинкевич и В. В. Петровский (1934), сравнивая степень последовательного торможения после применения дифференцировочного раздражителя, условно-тормозной комбинации и после суммарного действия условного тормоза и дифференцировки, пришли к выводу, что присоединение условного тормоза к дифференцировочному раздражителю не ведет к усилению последовательного торможения.

Д. И. Соловейчик (1940а), изучая угашение условных рефлексов с различным отставлением, наблюдал более быстрое угашение длительно отставленных рефлексов по сравнению со скоростью угасания короткоставленных. Автор считает, что это различие в скорости угасания обусловлено различной степенью развития торможения-запаздывания в начальный период действия условных раздражителей. Из этих данных автор сделал вывод, «...что если определенная группа корковых клеток находится в состоянии значительного торможения, то всякое добавочное торможение, адресованное туда же, в эту же группу клеток, должно неминуемо ускорить момент наступления полного торможения» (стр. 304).

А. М. Павлова (1945) производила угашение следового и запаздывающего рефлексов. Запаздывающий рефлекс она угашала спустя неделю после двукратного угашения следового рефлекса. На второе применение раздражителя запаздывающего рефлекса, после его первого неподкрепления, возникло растормаживание тормозной фазы и небольшое торможение фазы возбуждения. При третьем применении раздражителя рефлекс угас полностью. Следовой рефлекс угас полностью на шестом применении без подкрепления. Автор не анализирует полученных данных, а лишь указывает на различие запаздывающих и следовых рефлексов.

М. К. Микушкин (1955) наблюдал суммацию дифференцировочного торможения при одновременном и последовательном применении экстеро- и интероцептивных дифференцировочных раздражителей. Единичные случаи растормаживания, которые при этом имели место, автор считает результатом вмешательства ориентировочной реакции.

В. В. Добровольская (1926) на одном ребенке, перенесшем мозговое заболевание, наблюдала резкие расстройства его высшей нервной деятельности, выражавшиеся в длительных и частых приступах общего возбуждения с резким диспное, повышенным слюноотделением и постоянной бессонницей. Условные положительные рефлексыв образовались у ребенка очень быстро. Образование тормозных рефлексов было замедлено. Тонкие дифференцировки были нестойкими и сопровождались явлениями общего возбуждения. Суммирование действия условных тормозных раздражителей вызывало не усиление торможения, а растормаживание, которое выражалось в явлениях общего возбуждения с резким диспное и повышенным слюноотделением.

В. К. Фаддеева и Н. Н. Трауготт (1930) исследовали торможение пищевых рефлексов оборонительными рефлексами. Выработав и упрочив у детей 7-летнего возраста условную пищевую двигательную реакцию в виде нажима на резиновый баллон, при помощи которого открывалась чашка с конфетой, и хватания конфеты на применение условного звукового раздражителя (звонка), авторы начали противопоставлять пищевому рефлексу оборонительный рефлекс, вызываемый пропусканием - электротока через решетку, которой обычно была закрыта чашка с конфетой или замыканием тока в сетке проволочек на баллоне. Появление безусловных, а затем и условных оборонительных реакций вело к торможению пищевых рефлексов (хватательно-сжимательного и хватательного рефлексов). Торможение пищевых рефлексов вызывало появление натуральных условных рефлексов в виде пробовательно-искательных, обходных, разрушительных и т. д. движений. Появление этих реакций авторы рассматривают как результат растормаживания условно-двигательных рефлексов, образованных ■ прошлом опыте испытуемых ■ условиях, имевших общие черты с условиями эксперимента.

Б. Б. Познанская (1934) вырабатывала у детей двигательную условную реакцию ■ виде нажима на резиновый баллон на звуковой или зрительный сигнал. После упрочения эта условная связь подвергалась длительному хроническому угашению. Прочно угасив данную условную связь, она начала вырабатывать на тот же самый условный сигнал новую условную реакцию с иным двигательным ответом в форме дерганья ремешка, соединенного с регистрирующим прибором. Когда новая условная реакция достигла приблизительно той же прочности, что и ранее образованная, а затем угашенная, автор начала угашать вторую условную связь, и при этом на фоне углубляющегося угасательного торможения, в ответ на условный сигнал, у некоторых испытуемых неожиданно появилась первая, старая условная реакция, т. е. наступало ее растормаживание.

Фаддеева и Трауготт, Познанская и, на основании их данных, А. Г. Иванов-Смоленский (1938) считают, что растормаживание

ранее выработанной, а затем угашенной условной связи на фоне торможения условной связи, выработанной позднее на тот же раздражитель, наступает в силу положительной индукции.

Некоторое отношение к такому пониманию механизма растормаживания имеют факты, полученные при изучении ультрапарадоксальных отношений. Так, М. К. Петрова (19376), у подопытной собаки Мампус наблюдала стойкую ультрапарадоксальную фазу при следующих условиях: положительный раздражитель—стук метронома, который для Мампуса являлся слабым раздражителем и долгое время подвергался последовательному торможению от запаздывающего рефлекса, потерял положительное действие, что и привело к хроническому растормаживанию его дифференцировки. Из этих данных М. К. Петрова сделала вывод, что причиной стойкой ультрапарадоксальной фазы является положительная индукция из болезненного тормозного «метрономного пункта» на тормозный пункт от дифференцировочного метронома. Далее, В. А. Трошихин (1936, 1945) детально исследовал условия возникновения стойкой ультрапарадоксальной фазы при нормальной функциональной деятельности коры головного мозга и показал, что ■ основе этого явления лежит положительная индукция из заторможенного пункта положительного раздражителя на его тормозную пару.

Особого внимания заслуживают исследования лаборатории А. Г. Иванова-Смоленского по так называемому условному растормаживанию (З. Л. Синкевич, 1940, 1952, 1953).

Мы уже упоминали, что П. М. Никифоровский (1910), А. Н. Кудрин (1910), Г. П. Зеленый (1910) впервые указали на существование специального «условного растормаживателя». В последнее время этот вопрос стал предметом исследования на людях.

З. Л. Синкевич (1952, 1953), пользуясь речедвигательной методикой, проводила опыты на детях, здоровых и больных (невротиках, шизофрениках), а также на взрослых. У испытуемых предварительно вырабатывались рефлекс: положительный на появление темно-зеленого света и тормозной (дифференцировка) на появление светло-зеленого света. Затем она присоединяла к положительному раздражителю посторонний, ранее индифферентный звуковой раздражитель (звонок) и эту комбинацию не подкрепляла словесным сигналом. У испытуемых условный тормоз выработался очень быстро. После того, как звонок стал условным тормозом, автор применила его в комбинации с дифференцировочным раздражителем и при этом наблюдала внезапное растормаживание дифференцировки. Если при этом действие условного тормозного агента и дифференцировочного раздражителя она подкрепляла, то это растормаживание закреплялось, и в последующих испытаниях этой комбинации тормозных раздражителей всегда наблюдался эффект

растормаживания. Присоединение же звонка к положительному раздражителю по-прежнему вызывало условнотормозной эффект. Таким образом, один и тот же раздражитель приобрел двойное действие: в сочетании с положительным — условнотормозное, а в сочетании с тормозным — растормаживающее. Далее было показано, что если прибавочный агент, адресуемый к первой сигнальной системе, приобрел действие условнотормозящее и условнорастормаживающее, то такую же двойную роль в ряде случаев исполняет и его словесное обозначение. Автор считает, что приобретение прибавочным раздражителем двойного действия при указанных условиях обусловлено индукционными взаимодействиями между корковыми пунктами, к которым адресуются раздражители.

Приобретение двойного сигнального значения — тормозного и растормаживающего — одним и тем же внешним раздражителем показано в опытах на антропоидных обезьянах, собаках, кроликах и голубях (Л. Г. Воронин, 1956; К. А. Иорданис, 1955).

Из приведенных литературных данных видно, что вопрос о взаимном растормаживании различных видов внутреннего торможения остался окончательно не решенным.

Ф. П. Майоров (1954), подытоживая данные по изучению растормаживания, считает, что растормаживание может быть результатом иррадиации возбуждения, влияния положительной индукции, соединения одного торможения с другим.

Наблюдавшиеся случаи растормаживания при одновременном или последовательном возникновении и течении различных видов внутреннего торможения не получили удовлетворительного объяснения. В связи с этим ■ последние годы этот вопрос снова подвергался детальному экспериментальному исследованию (В. В. Николаева, 1953; П. Д. Харченко, 1954, 1956; Сюй-Кэ, 1955; С. С. Бархударян, 1955; Р. А. Черкашина, 1955, 1956).

В. В. Николаева (1953) при угашении наблюдала растормаживание запаздывания при втором применении раздражителя запаздывающего рефлекса без подкрепления. При повторном угашении это растормаживание выступало в меньшей степени и исчезало вовсе. Так как первое неподкрепление раздражителя в начале угашения вызывало ориентировочную реакцию у животных, то автор считает, что эффект растормаживания зависит в основном от вмешательства ориентировочной реакции.

Растормаживание вследствие возникновения ориентировочной реакции при экстренном применении двух тормозных раздражителей наблюдала Р. А. Черкашина (1955, 1956). Она проводила опыты на 4-х собаках, у которых, при сохранении системы короткоотставленных рефлексов, были выработаны запазды-

вающие рефлексы с отставлением подкрепления на 3 минуты. В день испытания автор суммировала действие дифференцировочного раздражителя с действием раздражителя запаздывающего рефлекса на протяжении 20 секунд или 1 минуты и 20 секунд во время течения тормозной фазы рефлекса. При первых пробах суммарного действия двух раздражителей она наблюдала возникновение у животных ориентировочного рефлекса, появление двигательных-пищевых реакций, растормаживание запаздывания и изменение величины условного эффекта фазы возбуждения рефлекса. При этом имело место нарушение нормального течения всех условных рефлексов с появлением фазовых состояний. При последующих испытаниях дифференцировочного агента на фоне запаздывания наблюдаемые изменения были менее выражены. Так как первое применение дифференцировочного раздражителя на необычном месте стереотипа вызывало у животных ориентировочный рефлекс и, следовательно, связанный с ним процесс внешнего торможения, то изменение запаздывающего рефлекса при этом является результатом взаимодействия внутреннего и внешнего торможений. Автор справедливо замечает, что вопрос о взаимодействии дифференцировочного торможения и торможения-запаздывания может быть выяснен в более чистой форме опыта, т. е. без вмешательства внешнего торможения.

Сюй-Кэ (1955) испытывал одновременное и последовательное взаимодействие дифференцировочного торможения и условного тормоза, условного тормоза и угасания, угасательного и дифференцировочного торможений. При этом автор наблюдал как сумму двух видов торможения, так и в некоторых случаях взаимное растормаживание.

С. С. Бархударян (1955) более подробно изучал взаимоотношение при последовательном и одновременном взаимодействии всех видов внутреннего торможения. На основании полученных экспериментальных данных автор сделал вывод, что при одновременном или последовательном взаимодействии двух видов внутреннего торможения наступает сумма, углубление процесса торможения. Характер и степень взаимного углубления процесса внутреннего торможения зависит от фактора времени между последовательно взаимодействующими видами внутреннего торможения, силовых соотношений взаимодействующих тормозных рефлексов и типологических свойств нервной системы подопытных животных. Автором показано, что эффект растормаживания наступает лишь при интенсивном напряжении взаимодействующих видов внутреннего торможения. Полученные нами экспериментальные данные по этому вопросу приводятся в IX главе этой работы.

Растормаживание
это показало
19086: Л. М. Ф.
1936: В. К. Ф.
Р. А. Григорьев
и под влиянием
анестетиков и т.
тормаживанию
В. К. Федоров и
Е. Н. Каменева
В. А. Шустин,
психиатры, при
ствам и, в част
целях расторма
нической форме
происхождения
Взгляды психиа
норечивы и в бо

Особого вни
проведенная в
исследовал вли
шую нервную
данным автора
вызывало раст
резкому измен
части больных
энергии: одни
плакать, треть
Некоторые пре
и не высказыв
иногда прояв
речи, бывшие
четко выступа
приводит дан
вокаинового р
введение физи
ную картину
условные реак
10 месяцев бе
Так как н
выявлению н
ветствующей
ных симптомов
пользовать

Растормаживание заторможенных временных связей, как это показали исследования многих авторов (Н. В. Завадский, 19086; Л. М. Никифоровский, 1910; С. И. Потехин, 19116; Л. А. Андреев, 1934; А. А. Линдберг, 1935; С. Л. Левин, 19356, 1936; В. К. Федоров, 1936, 1949в; М. К. Петрова, 1945а; Р. А. Григорьян, 1955; М. К. Микушкин, 1955 и др.), возникает и под влиянием ряда фармакологических веществ, наркотиков, анестетиков и т. д. Имеется и ряд клинических данных по растормаживанию (И. О. Нарбутович и В. П. Головина, 1934; В. К. Федоров и К. М. Веденеева, 1934; М. И. Середина, 1936; Е. Н. Каменева и П. К. Ягодка, 1943; А. М. Халецкий, 1946; В. А. Шустин, 1955 и др.). Уже давно клиницисты, особенно психиатры, прибегают к различным медикаментозным средствам и, в частности, к применению малых доз наркотиков в целях растормаживания ступорозного состояния при кататонической форме шизофрении, ступора психотравматического происхождения и при ряде острых инфекционных психозов. Взгляды психиатров на механизм растормаживания очень разноречивы и в большинстве мало приемлемы.

Особого внимания заслуживает работа В. А. Шустина (1955), проведенная в лаборатории профессора В. С. Галкина. Шустин исследовал влияние внутривенного введения новокаина на высшую нервную деятельность и симптоматику нервных больных. По данным автора, введение 30—70 мл 1%-ного раствора новокаина вызывало растормаживание заторможенных реакций и вело к резкому изменению поведения больных. Автор отмечает, что у части больных улучшалось настроение, наступал прилив сил и энергии: одни начинали петь песни, веселиться, смеяться, другие плакать, третьи становились необычайно разговорчивыми и т. д. Некоторые предъявляли жалобы, которые до того скрывались и не высказывались лечащему врачу. В фазе растормаживания иногда проявлялись бывшие ранее болевые ощущения, дефекты речи, бывшие поражения центральной нервной системы. Более четко выступала скрытая неврологическая симптоматика. Автор приводит данные об условнорефлекторном воспроизведении новокаинового растормаживания. После 4—5 вливаний новокаина введение физиологического раствора воспроизводило почти полную картину новокаинового растормаживания. Выработанные условные реакции были довольно стойкими и наблюдались через 10 месяцев без подкрепления.

Так как новокаиновое растормаживание иногда способствует выявлению неврологической картины, бывшей в прошлом и соответствующей прежнему страданию, или же проявлению латентных симптомов заболевания, то автор считает возможным использовать новокаиновое растормаживание в практике клини-

ки нейрохирургии для более ранней диагностики и для более объективного анамнеза заболевания.

Однако В. С. Галкин (1956) предупреждает тех, кто увлекается внутривенным введением новокаина в лечебных целях, и напоминает о том, что наркоз снимает как положительные, так и защитные свойства, поэтому наркоз может быть полезным, когда он снимает лишь патологические реакции, и вредным, когда снимает реакции защитные. «Растормаживание будет полезно, когда оно снимает застойное, патологически инертное корковое торможение. Когда же оно снимает выработанное торможение, компенсирующее патологию, растормаживание может стать опасным и даже губительным» (стр. 366).

Что же касается механизма новокаинового растормаживания, то, на основании экспериментальных данных, В. С. Галкин (1952, 1953, 1955, 1956) считает, что введенный в кровеносное русло однопроцентный раствор новокаина воздействует на ближайшие сосудистые рецепторы и уменьшает передачу центростремительных импульсов с периферии в центральную нервную систему. Ограничение центростремительных импульсов может привести к ослаблению корковой активности и прежде всего процесса выработанного (условного) торможения, а это в свою очередь ведет к растормаживанию тех реакций, которые тормозились этим торможением. Следовательно, можно предполагать, что уменьшение активности коры, т. е. постепенный переход ее в заторможенное состояние, вызывает оживление старых условных связей по принципу положительной индукции. Такое понимание механизма растормаживания подтверждается данными и других лабораторий.

* *

И. П. Павлов (1927, 1932), разбирая вопрос о механизме образования запаздывающего рефлекса, придавал важное значение фактору времени. Он считал, что в запаздывающем рефлексе развитие торможения, а затем возбуждения на один и тот же раздражитель обусловлено моментом времени. Так как при выработке рефлекса с отставлением на три минуты безусловный раздражитель присоединяется к действию внешнего агента по истечении третьей минуты, то конец третьей минуты, точнее, функциональное состояние нервных клеток, вызванное трехминутным раздражением, вместе с внешним агентом становится положительным условным раздражителем. Внешний же агент в соединении с начальным моментом времени трехминутного действия, в связи с систематическим неподкреплением, становится тормозным раздражителем. Следовательно, в формировании и в течении запаздывающего рефлекса принимает участие фактор времени. Поэтому конечный результат запаздывающего рефлекса должен определяться длительностью действия условного раздражителя (см. главу IV).

О ЗНАЧЕНИИ
РАЗДРАЖЕНИЯ

Вопрос о значении для возникновения нервно-мышечной реакции, что при возбуждении поминутно и определении

Значение факторов развития таких физиологических, аккомодация

Шеррингтоном зависимость силы барных и тонических тора.

Что же касается протекания условного исследования, что короткое действие условного раздражителя, как и при действии отставления. Нам известно, что общее свойство возбуждения при условном раздражении и отвечать К. Н. Кржишк тан условный тачесываний в од

ГЛАВА IV

О ЗНАЧЕНИИ ДЛИТЕЛЬНОСТИ УСЛОВНОГО РАЗДРАЖЕНИЯ ДЛЯ ТЕЧЕНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Вопрос о значении силы раздражителя и его времени действия для возникновения возбуждения детально изучался в нервно-мышечной физиологии. Многими исследователями было показано, что при раздражении нерва для возникновения возбуждения помимо достаточной силы раздражителя необходима и определенная длительность его действия.

Значение фактора времени действия раздражителя для развития таких физиологических процессов, как парабриоз, адаптация, аккомодация и т. д., общеизвестно.

Шеррингтоном (Sherrington, 1932, 1948) была показана зависимость силы и длительности спинальных рефлексов, бульбарных и тонических от силы и продолжительности их стимулятора.

Что же касается значения длительности раздражения для протекания условного рефлекса, то этому вопросу посвящено немного исследований. Так, впервые Л. А. Орбели (1908) заметил, что короткие условные раздражения, а именно 5—10-секундное действие условного раздражителя, вместо обычного 30—60-секундного вызывали такой же величины условный рефлекс, как и при действии раздражителя на протяжении всего периода отставления. На этом основании Л. А. Орбели сделал заключение о том, что «на условный рефлекс с глаза обнаруживается общее свойство нервной системы приходить к состоянию возбуждения преимущественно в момент приложения раздражений и отвечать на короткие одиночные раздражения длительным эффектом». Далее, с фактом значения длительности действия условного раздражителя встретился в своих опытах К. Н. Кржишковский (1909). У одной собаки им был выработан условный тормоз к звуку духового камертона на 50-60 почесываний в одну минуту кожи груди. Автор исследовал изме-

нение тормозной комбинации при изменении условного раздражителя (звука) и добавочного компонента (почесывания). При изменении звука (сплошного в прерывистый) условный тормоз не затормаживал рефлекс. Уменьшение количества почесываний до 30-14 в минуту вызывало значительное торможение условного рефлекса. Однократное почесывание в самом начале действия условного раздражителя вызывало неполное торможение (до 50%). Двукратное применение тормозного почесывания на протяжении одной минуты действия условного раздражителя (одно почесывание за 4-5 секунд до начала действия условного раздражителя, а другое почесывание на 30-й секунде спустя от начала действия звука) вызывало почти полное торможение условного рефлекса.

В. М. Добровольский (1911), изучая следовые пищевые рефлексы, производил также опыты с укорочением действия условного раздражителя и обнаружил, что это укорочение не оказывало заметного влияния на величину следового пищевого условного рефлекса и на следовой промежуток времени.

М. К. Петрова (1916) в работе «Основной прием раздражения условными раздражителями» показала, что короткое действие раздражителя, а именно 3-5-секундное и с перерывом 3-8 секунд, а затем подкрепление безусловным раздражителем способствует большой работоспособности и предохраняет наступление сна у подопытных собак. Из опытов применения коротких раздражений следовало, что «специально раздражающими свойствами обладает начало и конец раздражения» (стр. 14). Способ коротких раздражений применяли многие исследователи как в борьбе со сном во время опытов, так и при затруднениях с выработкой условных рефлексов (М. Ф. Белиц, 1917; Ю. П. Фролов, 1926; М. А. Усиевич, 1940 и др.).

И. С. Беритов (1932), разбирая вопрос о роли кожной и приопцевитивной корковой области, а также двигательных корковых центров в индивидуальных (условных.— П. Х.) двигательных рефлексах, указал, что «длительность бурной реакции в индивидуальном (условном.— П. Х.) рефлексе не зависит от длительности раздражения. Она совершенно одинакова как при раздражении в 1—2 секунды, так и при раздражении в десятки секунд. Это показывает, что индивидуальное (условное.— П. Х.) раздражение, главным образом, дает толчок к деятельности кожной области коры» (стр. 220—221).

Упомянутые наблюдения о значении длительности раздражения для течения условного рефлекса послужили поводом к специальному и более полному экспериментальному исследованию этого вопроса (П. С. Купалов, П. С. Купалов и Б. Н. Луков, Э. А. Асратян и др.).

П. С. Купалов (1925), регистрируя дробно слюноотделение

на протяжении исследования, что кривая условного рефлекса имеет характерную форму. Автор производил это, выжидая 30 секунд, давал почти полный условный рефлекс, что сохранялось, и весь ход слюноотделения при применении короткого раздражителя. Кратное же раздражение давало эффект для тормозного рефлекса. В работе П. С. Купалова этот вопрос был им решен в сотрудничестве с Б. Н. Луковым (1933). Работа выполнена несколькими авторами. Все рефлексы были испытывали коротким раздражением в течение 3-5-10 секунд. Обычным подкреплением условного раздражителя были или немногим меньше или при сплошном раздражении в 3-5 секунд. На тех же секундах времени действия измеряя рефлекс за различные длительности при различной длительности раздражения, авторы показали, что при 3-секундном раздражении, как и при раздражении в 3-5 секунд, величина условного рефлекса при сплошном раздражении в 3-5 секунд была больше, чем при раздражении в 3-5 секунд. Данных П. С. Купалова и Б. Н. Лукова, что собака он пришел к выводу, что эффект сигнала даже при кратковременном раздражении

на протяжении изолированного 30-секундного действия прерывистого условного кожно-механического раздражения, отметил, что кривая условной секреции имеет нарастающую или волнообразную форму. Автор допускал, что, возможно, изменения в характере скорости слюноотделения зависят от изменения силы отдельных кожно-механических раздражений. Чтобы проверить это, автор производил только однократное раздражение касалкой, выжидал 30 секунд и затем давал еду. При этом он наблюдал почти полный условный эффект. «И вот, в этих опытах оказалось, что сохраняется не только величина рефлекса, но и весь ход слюноотделения, как он имеет место и при обычном применении колодки 15 раз в полминуты» (стр. 173). Однократное же раздражение тормозной касалкой давало обычный эффект для тормозных мест около одной капли слюны. В этой работе П. С. Купалов не объясняет полученных данных. Далее этот вопрос был им подвергнут более детальному исследованию в сотрудничестве с Б. Н. Луковым (П. С. Купалов и Б. Н. Луков, 1933). Работа выполнена на двух собаках, у которых были образованы несколько положительных пищевых условных рефлексов. Все рефлексы были отставлены на 30 сек. Авторы периодически испытывали короткое применение условного раздражителя в течение 3-5-10 секунд с последующей паузой 27-25-20 секунд с обычным подкреплением едой на 30 секунде от начала применения условного раздражителя. При этом они наблюдали такую же или немногим меньшую условнорефлекторную реакцию, как и при сплошном применении раздражителя длительностью 30 секунд. На тех же собаках авторы испытывали влияние удлинения времени действия условного раздражителя до 90 секунд. Измеряя рефлекс за полторы минуты и сравнивая его величину при различной длительности действия условного раздражителя, авторы показали, что у возбудимой собаки величина рефлекса при 3-секундном действии раздражителя была примерно такой же, как и при 90-секундном его действии. У собаки сангвинического типа при 3-секундном раздражении и паузе 87 секунд величина условной секреции была почти вдвое меньшей, чем при сплошном, 90-секундном раздражении. У собаки возбудимого типа П. С. Купалов (1933а) наблюдал как при сплошном 3-минутном действии, так и при 3-секундном действии раздражителя с последующей паузой 2 мин. 57 сек. одинаковую величину условной реакции за 3 минуты.

Данные П. С. Купалова и Б. Н. Лукова были подтверждены Н. Н. Никитиным (Н. Н. Никитин, 1933). В опытах на одной собаке он пришел к выводу, что сокращение длительности условного сигнала даже до долей секунды не снижает условного эффекта. Что же касается отрицательных рефлексов, то, по утверждению Н. Н. Никитина, длительность действия тормозного раздражителя имеет существенное значение.

Из многочисленных исследований известно, что кора полушарий мозга обладает, кроме корригирующего механизма, пусковым механизмом. Так, на примере условнорефлекторной деятельности многих внутренних органов и систем (почки, тканевые окислительные процессы и др.) было показано, что «реакция на коротко действующий раздражитель может продолжаться не только несколько часов, но и несколько дней», что «вызванный с коры процесс может продолжаться чуть не в миллион раз более длительный срок, чем длительность действия условного раздражителя (К. М. Быков, 1953, т. I, стр. 246—247). Следовательно, эффекторная реакция по своему энергетическому эффекту в несколько раз превышает энергию условного раздражителя.

Вопрос о действии коротких условных раздражителей по Купалову, а также указание И. С. Беритова по этому же вопросу в отношении условных двигательнo-оборонительных рефлексов, Э. А. Асратян подверг экспериментальной проверке (Э. А. Асратян, 1934б, 1935). Опыты были проведены на трех собаках с условными пищевыми рефлексами, выработанными на различные раздражители (свет, звонок, касалку, метроном) и на трех собаках с условными двигательнo-оборонительными рефлексами. Э. А. Асратян испытывал условный раздражитель длительностью 3, 5, 10, 20, 280 секунд. Испытанию подвергались как слабые, так и более сильные условные раздражители как на первых местах, так и на последующих порядковых местах опыта. Слюноотделение регистрировалось через каждые 10 сек. до полного затухания рефлекса (от 1 до 5 мин). Таким образом, в опытах Асратяна учитывалось суммарное, валовое слюноотделение, тогда как в опытах Купалова в одних случаях учитывалось слюноотделение за время наличного раздражения, в других — за время действия раздражителя и следовой паузы.

Экспериментальный материал дал автору возможность сделать несколько существенных выводов. Так, было показано, что суммарные величины условных рефлексов для всех отрезков времени более высоки на первых пробах раздражителей и на первых местах в опыте. С повторением раздражителей на одних и тех же порядковых местах суммарная величина рефлексов уменьшалась. В начале опыта, в особенности на первых порядковых местах, явление зависимости величины рефлекса от продолжительности действия раздражителя проявляется слабее, чем в середине и в конце опыта. При одних и тех же условиях слабые условные раздражители (свет, касалка) вызывали более продолжительный и более сильный суммарный условный эффект, чем сильные раздражители (звонок, метроном). Отметим, что с фактом парадоксальных отношений величин условных рефлексов при укороченном действии условных раздражителей различных физической силы встретились и другие авторы (И. Р. Прокопов, 1934; С. В. Клещев, 1934; В. К. Федоров, 1934, 1949а,

см. главу IV
большее, чем
Принимая во
выступало
условного
жителя еще
ных рефлексов
тельно-двигательн
длительности дей
зависимость более яр
возбуждаемых
Обсуждая свои да
лова и Л. Якова, автор
чия, что его данные
В. В. Яковлева (193
нии времени действия
секунд наблюдала ли
во вторую половину
номерный и замедлен
ная величина условн
2-секундном действии
сплошном, 30-секунд
ний шкалы, т. е. име
жителя на протяжении
По данным Л. Я.
трехчленную цепь р
при исключении тре
второго членов цепи
действию лишь пер
или же проявляется
второго члена цепи
нов цепи, рефлексы
образом, по данным
чины условного ре
длительности дейст
Так как течение
делается деятельно
паузы, то естествен
ния представляют
ности следовой па
действия условного
исследований лаб
(1940, 1948, 1949)
концом 5-секундн
креплением велич
скорость секреции
и при 5-минутном

см. главу IX). Суммарная величина условного рефлекса тем больше, чем большая длительность действия раздражителя. Причем эта зависимость при действии сильных раздражителей выступала сильнее, чем при действии слабых. Зависимость условного эффекта от длительности действия условного раздражителя еще более резко выступила на двигательно-оборонительных рефлексах. «Длительность и величина условных оборонительно-двигательных рефлексов стоит в прямой зависимости от длительности действия условного раздражителя». Причем эта зависимость более ярко выступает у собак спокойных, чем у возбудимых.

Обсуждая свои данные и сопоставляя их с данными Купалова и Лукова, автор считает, что между ними нет противоречия, что его данные лишь дополняют данные Купалова и Лукова.

В. В. Яковлева (1936) в опытах на Золотистом при укорочении времени действия раздражителя с 30-ти секунд до 2-х секунд наблюдала либо отчетливое уменьшение слюноотделения во вторую половину 30-секундного отставления, либо неравномерный и замедленный ход слюноотделения. Средняя суммарная величина условного эффекта за 30 секунд отставления при 2-секундном действии раздражителя составила 246, а при сплошном, 30-секундном действии раздражителя — 350 делений шкалы, т. е. имела значение длительность действия раздражителя на протяжении одного и того же периода отставления.

По данным Л. Г. Воронина (1948), условный рефлекс на трехчленную цепь раздражителей протекает нормально лишь при исключении третьего члена цепи. Исключение же третьего и второго членов цепи и замена их паузой, т. е. при 10-секундном действии лишь первого члена цепи, рефлекс не проявляется или же проявляется в незначительной степени. Замена паузой второго члена цепи, т. е. при действии первого и третьего членов цепи, рефлекс проявляется также не полностью. Таким образом, по данным Воронина, для проявления полной величины условного рефлекса на цепь раздражителей необходима длительность действия первого и второго члена цепи.

Так как течение следового рефлекса главным образом определяется деятельностью пищевого центра во время следовой паузы, то естественно, для характеристики его функционирования представляют интерес исследования вопроса как предельности следовой паузы, так и значения длительности наличного действия условного раздражителя. Этому вопросу посвящен ряд исследований лаборатории П. С. Купалова. Так В. И. Стожаров (1940, 1948, 1949) показал, что по мере удлинения паузы между концом 5-секундного действия условного раздражителя и подкреплением величина условной секреции уменьшалась, средняя скорость секреции в единицу времени прогрессивно снижалась и при 5-минутном следовом рефлексе почти полностью угасала.

Д. П. Капустник (1948), сравнивая величины условных рефлексов при хроническом сплошном применении условного раздражителя (30-60 сек.) и коротком (1-5 сек.) с последующей паузой до подкрепления, приходит к выводу, что при одном и том же отставлении величина наличных рефлексов всегда больше, чем следовых. Б. Н. Луков (1944, 1949) на одной собаке, у которой были выработаны пищевые условные рефлексы на М-120, звонок, свет и дифференцировка на М-60 с отставлением подкрепления на 30 сек., начал применять световой раздражитель не на 30 сек., как обычно, а 5 сек., затем после паузы в 25 сек. давал еду. Величина рефлекса оказалась при этом такой же, как и при обычном 30-секундном применении света. Затем отставление было постепенно удлинено до 3-х минут. При этом ему не удалось выработать длинный следовой условный рефлекс на свет. Более того, световой раздражитель в опытах с 175-секундной паузой потерял свое сигнальное положительное значение, т. к. возбуждение, возникшее при кратковременном действии раздражителя, не могло держаться в течение 3-х минут, и условная реакция исчезла. После того, как Б. Н. Лукову не удалось выработать длинный следовой условный рефлекс и на новый условный раздражитель — бульканье, он начал на этот раздражитель вырабатывать запаздывающий рефлекс, т. е. начал практиковать сплошное его применение, с подкреплением по истечении третьей минуты его действия. Уже через несколько опытов имело место нарастание секреции к концу отставления. Через 48 опытов запаздывающий условный рефлекс Луков начал переделывать в следовой, при этом снова развилось торможение. Тогда он начал применять короткое бульканье 3 раза, давая его по 5 сек., в начале каждой минуты. При этом сразу же появился условный рефлекс запаздывающего типа. Применение бульканья 6 раз, т. е. применение его в течение 5 сек. в начале каждых 30 сек., а также 12 раз по 5 сек. в начале каждых 15 сек., вызывало увеличение секреции по типу запаздывающего рефлекса. Таким образом, опыты показали, что возбуждение, вызванное короткими раздражениями, суммировалось и определило соответствующую величину условного рефлекса.

Дальнейшим развитием этих исследований являются работы Д. П. Неумываки (1954) и С. П. Пышиной (1955). Д. П. Неумывака у подопытных собак вырабатывала на звонок наличный, а на М-132 следовой условный пищевой рефлекс при отставлении подкрепления на 30 сек. Затем наличный рефлекс на звонок был переделан в следовой, а следовой на метроном — в наличный. При этом во всех случаях величина наличного рефлекса была больше, чем следового. В опытах с экстренным укорочением времени изолированного действия условного раздражителя наблюдалось уменьшение, а при экстренном удлинении

ния — укорочение времени действия условного раздражителя. Чем больше длительность сигнала, тем больше величина показаний. Чем больше пауза, а постепенно не сразу, а постепенно в другой серии опытов. У трех собак были в 60 сек., у других трех в 60 сек., так и при сплошном. После упрочения рефлекса раздражителя было укорочено с 60 сек. на 30 сек. Оказались условия опыта. Оказались наличными условными укороченного действия рефлексами условнорефлекторный отклик раздражителя. Наблюдалось место снижения условного и безусловного рефлекса. Также изменения в поведении, отрицательной реакции. Опыты с применением рефлексов постепенно повышались на уровне, но ниже обычного применения условного рефлекса. Величина условного рефлекса в дальнейших опытах была выше, чем была при укорочении. Практиковались частые раздражители, уже переставали вызывать резкое снижение секреции. Эти экспериментальные результаты считались, что механизм секреторной, наблюдаемой при раздражителях, после их выработки. Аналогичные результаты в опытах на 5-ти собак. После выработки и упрочения пищевых рефлексов

нии — увеличение рефлекса. Было также показано, что длительность действия условного раздражителя влияет на ход безусловного слюноотделения; при сплошном действии условного раздражителя безусловная секреторная реакция в первые 15 секунд выше, чем при коротком его действии. Пробы замены длительных сигналов короткими и, наоборот, коротких длительными показали, что переделка рефлексов осуществляется не сразу, а постепенно и представляет для нервной системы животного довольно трудную задачу. Это особенно четко выступило в другой серии опытов, проведенной автором на 6-ти собаках. У трех собак были выработаны отставленные рефлексы на 60 сек., у других трех выработаны рефлексы как при коротком, так и при сплошном применении условного раздражителя. После упрочения рефлексов время действия условного раздражителя было укорочено с 60 сек. до 1 сек., сохраняя все остальные условия опыта. Оказалось, что у животных с хорошо упроченными наличными условными рефлексами первые применения укороченного действия раздражителя вызывали почти такой же условнорефлекторный ответ, как и сплошное, 60-секундное действие раздражителя. На второй или третий опытный день имело место снижение условных рефлексов, нарушение обычного хода условного и безусловного слюноотделения. Отмечались также изменения в поведении животных — появление сонливости, отрицательной реакции на опыт и т. д. По мере проведения опытов с применением коротких раздражителей условные рефлексы постепенно повышались и устанавливались на определенном уровне, но ниже того, на котором они были при сплошном применении условных раздражителей. При переходе снова к обычному 60-секундному действию условного раздражителя величина условного рефлекса сразу значительно возрастала, и затем в дальнейших опытах несколько снижалась, но оставалась выше, чем была при следовом рефлексе. У тех животных, у которых наличные рефлексы были менее упрочены, а также практиковались частые пробы действия укороченных условных раздражителей, уже первые применения коротких раздражителей вызывали резкое снижение величины условного эффекта. Эти экспериментальные данные автора дали ему основание считать, что механизм следового рефлекса, формирующегося в результате систематического применения коротких раздражителей, отличается от механизма, обеспечивающего длительную секрецию, наблюдаемую на первые короткие применения раздражителей, после их значительной практики длительного действия при выработке и упрочении наличного рефлекса.

Аналогичные результаты получила С. П. Пышина. Она проводила опыты на 5-ти собаках разного типа нервной системы. После выработки и упрочения отставленных на 30 сек. условных пищевых рефлексов она в один из опытов применяла

какой-либо условный раздражитель не 30 секунд, как обычно, а 5 секунд, затем следовала пауза 25 секунд и подкрепление. При сравнении величины секции за 5 секунд действия раздражителя и за 25 секунд паузы с величиной секции при сплошном действии раздражителя в течение 30 секунд оказалось, что хотя форма кривой секции приблизительно одинакова, общее количество выделяемой слюны в первом случае всегда меньше. Расхождение в величине секции возрастало по мере применения короткого действия раздражителя. С целью выяснения вопроса о длительности следового возбуждения Пышина применяла 5 сек. один раздражитель, а затем через паузы от 5 до 25 секунд — 5 секунд другой. При этом она наблюдала явление суммации. Величина суммационного эффекта была тем больше, чем меньше пауза; при больших паузах суммация возбуждения вызывала меньшую величину секции. У собак возбудимого типа в 100% опытов суммация имела место при паузе в 5, 10, 15 секунд между действием двух раздражителей, а при паузе в 20—22 секунды суммация наблюдалась в 50%. У собак сильных с преобладанием тормозных процессов суммация не проявлялась заметно уже после 10-секундной паузы между действием раздражителей. Автор считает, что следовое возбуждение в коре больших полушарий может сохраняться до 30 секунд.

Полученные экспериментальные данные по изучению динамики условного рефлекса при различной длительности действия условного раздражителя дали основания П. С. Купалову (1947, 1949) высказать новое представление о механизме замыкательной функции головного мозга (прямое замыкание и не прямое замыкание — механизм повторно возбуждающихся кольцевых путей) и о механизме формирования процесса условного возбуждения.

Течение запаздывающего рефлекса при укороченном времени действия условного раздражителя впервые наблюдал И. В. Завадский, а затем Э. Л. Горн. И. В. Завадский (1908а) с целью суммирования запаздывательного торможения прекращал действие условного раздражителя через полторы минуты от начала его действия, т. е. на фоне развития запаздывания, и при этом у собаки, имевшей отставленный на три минуты звуковой пищевой рефлекс, он наблюдал ход условной секции, как и при сплошном 3-минутном действии раздражителя. У других двух собак, у которых был выработан кислотный защитный запаздывающий рефлекс на почесывание кожи (почесывание кожи подкреплялось вливанием в рот 0,25% раствора соляной кислоты), прекращение кожно-механического раздражения через полторы минуты после его начала влекло за собой и полное прекращение секции, т. е. воспроизведения запаздывающего рефлекса не наступало. Автор полагал, что эта разница в данных зависит от разницы безусловных раздражителей.

Пышина — на методике...
Э. Л. Горн...
изучения...
ты на три секунды...
работы...
того, у Горн —...
Волчки — на методике...
ставленные...
же запаздывающий...
нута. Горн прекращал...
дывающего рефлекса...
ния и сразу или же...
раздражителя...
эффекту судил об ирради...
В тех опытах, где...
ся не сразу после прекра...
2 минуты, в течение этой...
условнорефлекторная ре...
как и при сплошном дейс...
воспроизведение запазды...
этих же условиях не прои...
щего рефлекса. Различие...
различной возбудимости...
что «чем более у данной...
дает над процессами за...
секреторный эффект наст...
ленного раздражителя»...
Специально вопросу и...
лекса при коротком дей...
щена работа П. С. Купал...
П. С. Купалов и И. Н. Н...
ной собаке, у которой бы...
на тон в 300 колебаний в...
на 2 минуты. В опыте они...
лекс. Запаздывание было...
ция наступала через 5—10...
конца отставления. Инте...
чительным — 30-60 сек...
условный раздражитель...
минуту 57 секунд или в 1...
ние, как и обычно, когда...
10-секундном действии...
условная реакция отсут...
ной. Секреторный эффект...
автора дважды прилож...
жидки 2 мин., т. е. тогда

Подобное же продолжение слюноотделения после укороченного действия условного пищевого раздражителя наблюдал Э. Л. Горн (1912). Э. Л. Горн, ставивший перед собой задачу изучения иррадиации торможения при запаздывании, провел опыты на трех собаках. У двух из них (Норка и Волчок) были выработаны отставленные на 30 секунд пищевые рефлекс. Кроме того, у Норки — запаздывающий рефлекс на вертушку, а у Волчка — на метроном. У третьей — Курчавки выработаны отставленные кислотные рефлекс на свет и чесание кожи, а также запаздывающий рефлекс на метроном 120 ударов в одну минуту. Горн прекращал действие раздражителя условного запаздывающего рефлекса на фоне выраженного развития запаздывания и сразу или же спустя некоторое время испытывал действие раздражителя другого условного рефлекса и по последующему эффекту судил об иррадиации торможения.

В тех опытах, где вторично испытуемый рефлекс применялся не сразу после прекращения укороченного действия, а через 2 минуты, в течение этой следовой паузы у Норки и Волчка условнорефлекторная реакция имела нарастающий характер, как и при сплошном действии раздражителя, т. е. имело место воспроизведение запаздывающего рефлекса. У Курчавки при этих же условиях не происходило воспроизведения запаздывающего рефлекса. Различие в результатах опытов автор объяснил различной возбудимостью его подопытных собак. Автор считал, что «чем более у данной собаки процесс возбуждения преобладает над процессами задерживания, тем более значительный секреторный эффект наступит у нее от действия следа отставленного раздражителя» (стр. 104).

Специально вопросу изучения течения запаздывающего рефлекса при коротком действии условного раздражителя посвящена работа П. С. Купалова и Н. Н. Павлова (1935).

П. С. Купалов и Н. Н. Павлов провели исследование на одной собаке, у которой был выработан запаздывающий рефлекс на тон в 300 колебаний в секунду с отставлением подкрепления на 2 минуты. В опыте они применяли лишь запаздывающий рефлекс. Запаздывание было, как правило, неполным, т. е. секреция наступала через 5—10 секунд и величина ее нарастала до конца отставления. Иногда же запаздывание было довольно значительным — 30-60 секунд. Авторы периодически применяли условный раздражитель от 3 до 10 секунд и после паузы в 1 минуту 57 секунд или в 1 минуту 50 секунд давали подкрепление, как и обычно, когда тон действовал две минуты. При 5—10-секундном действии условного раздражителя секреторная условная реакция отсутствовала или была очень незначительной. Секреторный эффект отсутствовал и в том случае, когда авторы дважды применяли короткое раздражение на протяжении 2 мин., т. е. тогда, когда 10-секундное действие тона

прерывалось, ■ затем, спустя 60—90 секунд, снова применяли 10-секундное раздражение и через соответствующую паузу рефлекс подкрепляли. Если же действие условного раздражителя они удлиняли до 60 секунд и прерывали его, когда уже наступила фаза возбуждения, то рефлекс имел нормальную величину, как и при действии условного раздражителя в продолжение двух минут.

Таким образом, авторы показали, что ■ случае запаздывающего рефлекса короткого действия условного раздражителя недостаточно, и для полного его проявления необходима такая длительность действия раздражителя, которая вызывает видимую фазу возбуждения. После начала фазы возбуждения продолжение действия условного раздражителя не имеет решающего значения.

Результаты опытов Купалова и Н. Н. Павлова являются еще одним доказательством тормозной природы процесса запаздывания.

Из приведенных литературных данных следует, что величина условного рефлекса зависит и от начального возбуждающего действия условного раздражителя, и от длительности его действия, от исходного состояния возбудимости коры головного мозга, от типа нервной системы подопытного животного. Имеет значение также прочность и сила рефлекса. При одном и том же коротком действии сильных и слабых условных раздражителей возникают парадоксальные отношения.

Вопрос о динамике запаздывающих рефлексов при укороченном действии условных раздражителей различной физической силы ■ литературе не освещен.

* * *

В V главе литературного обзора мы кратко излагаем литературные данные по вопросу о природе и особенностях видов коркового торможения.

О П
С открыти
тились с раз
са, а именно
суммации и
мере диффер
Н. И. Красно
рова, 1914; М.
1924а; Е. М.
ков, 1926; К.
пин, 1932; Ф.
С. И. Гальпер
Горн, 1912; Б.
копаев, 1924а,
тов, 1932; Э.
(П. Н. Никола
ва, 1912; В. А.
реп, 19176, в
Что же кас
ратуре имеютс
тые свойства х
жения (Э. Л. М.
Как известн
го торможения
«Кожный анали
торной поверхн
больших полущ
вания движени
было установле
нительно ирра

ГЛАВА V

О ПРИРОДЕ И ОСОБЕННОСТЯХ ВИДОВ КОРКОВОГО ТОРМОЖЕНИЯ

С открытием внутреннего торможения исследователи встретились с различными свойствами этого вида нервного процесса, а именно с явлением иррадиации, концентрации, индукции, суммации и т. д. Эти свойства были детально изучены на примере дифференцировочного торможения (В. В. Беляков, 1911; Н. И. Красногорский, 1911; Н. П. Понизовский, 1913; М. К. Петрова, 1914; П. С. Купалов, 1915, 1926; Д. С. Фурсиков, 1923, 1924а; Е. М. Крепс, 1924б; В. В. Сирятский, 1926; М. П. Калмыков, 1926; К. М. Быков, 1930; Н. А. Подкопаев, 1932; Г. В. Скипин, 1932; Ф. П. Майоров, 1938а; В. В. Строганов, 1940; С. И. Гальперин, 1940 и др.), угасательного торможения (Э. Л. Горн, 1912; Б. А. Коган, 1914; Я. Я. Тен-Кате, 1921; Н. А. Подкопаев, 1924а, б, в; А. Г. Иванов-Смоленский, 1926; И. С. Беритов, 1932; Э. А. Асратян, 1941 и др.) и условного тормоза (П. Н. Николаев, 1910; Н. И. Лепорский, 1911; О. М. Чеботарева, 1912; В. А. Дегтярева, 1914; А. М. Павлова, 1915; Г. В. Анреп, 1917б, в и др.).

Что же касается запаздывательного торможения, то в литературе имеются лишь единичные указания на то, что упомянутые свойства характерны и для этого вида внутреннего торможения (Э. Л. Горн, 1912).

Как известно, в лабораториях И. П. Павлова наиболее детально изучалось движение дифференцировочного, угасательного торможения и условного тормоза в кожном анализаторе. «Кожный анализатор с его огромной и вполне доступной рецепторной поверхностью» (И. П. Павлов), проецируемой в коре больших полушарий, оказался наиболее выгодным для исследования движения внутреннего торможения. На этом анализаторе было установлено, что дифференцировочное торможение стремительно иррадирует и менее быстро концентрируется

(Н. И. Красногорский, 1911). Угасательное торможение также быстро иррадирует, но медленнее дифференцировочного, и еще медленнее концентрируется (Б. А. Коган, 1914; Я. Я. Тен-Кате, 1921). Условное торможение, по данным Анрепа (Г. В. Анреп, 19176), распространяется очень быстро и одновременно, хотя в разной степени, по всему корковому концу анализатора, а затем постепенно усиливается до известного максимума, после чего также одновременно на всех пунктах постепенно ослабляется. Э. А. Асратян (1934а) отметил, что торможение, возникшее во время применения условного тормоза, по свойству иррадиации и концентрации не отличается от других видов внутреннего торможения.

Распространение запаздывательного торможения с одного анализатора в другие анализаторы наблюдал лишь Э. А. Горн (1912).

Из многочисленных исследований в лаборатории И. П. Павлова известно, что если условия опыта дают перевес торможению (угасательному, дифференцировочному, запаздывательному), то в силу его иррадиации неизбежно наступает сон подопытных животных. Явление сонливости и сна подопытных собак при развитии запаздывательного торможения отмечали почти все авторы, исследовавшие этот вид внутреннего торможения. Переход запаздывательного торможения в сон показан и электроэнцефалографическими исследованиями на людях (Jus K., 1954; Jus A. Jus K., 1954). Таким образом, для запаздывательного торможения, как и для других видов внутреннего торможения, характерно свойство иррадиации.

Виды внутреннего торможения отличаются не только по скорости иррадиации и концентрации, но и по физиологической силе. В. М. Архангельский (1924) на одной собаке с резкой двигательной-пищевой реакцией и вместе с тем с выраженной склонностью к запаздыванию условно-секреторной реакции провел опыты по определению относительной силы отдельных видов торможения. В его опытах наиболее сильным оказалось дифференцировочное торможение, так как им тормозилась как секреторная, так и двигательная реакции. Самым слабым было запаздывательное торможение: им тормозилась лишь секреторная реакция. Условный тормоз занимал среднее место: он тормозил, хотя и с трудом, как секреторную, так и двигательную реакции.

Однако следует указать, что сила торможения зависит от тренировки тормозного процесса, его упрочения, типа нервной системы животного и от физической силы тормозного раздражителя. Уже в работах М. К. Петровой (1914), А. М. Павловой (1915), Г. В. Анрепа (1920), Д. С. Фурсикова (1921а, б) наводим первые указания на зависимость силы торможения от силы тормозного агента. Как известно, «закон силы» выражает прямую зависимость величины рефлекса от силы условного по-

ложительного раздражителя. Вопрос о зависимости силы тормозного процесса от интенсивности тормозного раздражителя долгое время оставался открытым. Лишь в работе Ф. П. Майорова (1938а) было окончательно установлено, что сила торможения зависит от физической интенсивности тормозного раздражителя. «Закон силы» был распространен на тормозные рефлексy и получил общее значение для обоих нервных процессов.

Как мы уже упоминали, многие авторы, на основании сравнения скорости выработки и упрочения различных видов внутреннего торможения, считают запаздывательное торможение наиболее трудным. В то же время запаздывательное торможение является наименее стойким; оно наиболее рыхло, наиболее уязвимо. При действии растормаживающих агентов (гаснущих и негаснущих тормозов, наркотиков и т. д.), а также срывах (В. К. Федоров, 1944) страдает в первую очередь запаздывательное торможение.

Упомянутые различия свойств разных видов внутреннего коркового торможения касаются не качественной, а лишь количественной их стороны.

Наличие одних и тех же свойств у разных видов внутреннего торможения указывает на их общность. Самым общим для всех видов внутреннего коркового торможения является условие, ведущее к их появлению. Именно неподкрепление безусловным рефлексом действия условного раздражителя при угашении и выработке дифференцировок или подкрепление спустя некоторое время от начала действия раздражителя при выработке запаздывания является причиной развития тормозного процесса.

Одним из критериев идентичности видов внутреннего торможения является наличие гипнотических фаз на фоне выработки торможения (П. К. Анохин, 1929, 1932; Н. В. Виноградов, 1928; А. Г. Иванов-Смоленский, 1932б и др.). Далее оказалось, что гипнотические фазовые состояния имеют место и после действия внешних тормозов (П. К. Анохин, 1926; И. Р. Пророков, 1940). Наличие фазовых изменений на фоне внешнего и внутреннего торможения говорит о тождестве природы всех видов коркового торможения.

Доказательством тождества всех видов коркового торможения является их суммирование. Уже в работах Д. С. Фурсикова (1921в, 1922, 1924) было отмечено влияние ориентировочной реакции на скорость выработки дифференцировки и условного тормоза. Если в качестве тормозного агента применялся раздражитель, вызывающий резкую ориентировочную реакцию, то условное торможение вырабатывалось гораздо быстрее и было более постоянным. Автором был подмечен переход внешнего торможения во внутреннее.

Эти указания нашли свое дальнейшее развитие и подтверждение в опытах Г. В. Скипина (1928), И. С. Розенталя (1929), В. В. Петровского (1929), Н. В. Зимкина (1934), Ф. П. Майо-

рова (1940) и С. С. Серебренникова (1940). Ими установлено, что внешнее торможение может суммироваться с внутренним и переходить во внутреннее торможение.

Эти экспериментальные данные дали основание И. П. Павлову говорить об идентичности всех видов коркового торможения, о единой физико-химической основе коркового торможения, а также о том, что «разница между видами торможения относится к условиям их возникновения, но не самого процесса в его основе» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 36, 197, 332—333).

Представление И. П. Павлова о единстве безусловного и условного торможения было подтверждено целым рядом последующих исследований. В настоящее время установлено, что безусловное торможение (торможение отрицательной индукции, запредельное), как и внутреннее, подвержено тренировке и упрочению (П. С. Купалов, 1955б). Для обеих форм торможения характерна иррадиация, индукция (Н. А. Костенецкая и Н. П. Муравьева, 1953) и т. д.

Имеются литературные данные о генетической связи условного торможения с безусловным. Еще в 1932 году И. П. Павлов в своем докладе на XIV физиологическом конгрессе в Риме, касаясь вопроса о видах торможения и, в частности, о запредельном, возникающем при действии сверхсильного раздражителя, сделал предположение, «что своеобразное внутреннее торможение есть тоже запредельное торможение, причем интенсивность раздражения как бы заменяется его продолжительностью» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 225). Затем в 1935 году И. П. Павлов, разбирая на «среде» опыты В. К. Федорова, в которых под влиянием хлоралгидрата имело место резкое растормаживание запаздывания, незначительное растормаживание дифференцировки, а безусловное торможение оставалось без изменения, высказал предположение, «...не есть ли дифференцировочное торможение смешанное безусловно-условное. То же, я думаю, нужно сказать и об угасании... Кроме чистых случаев условного и безусловного торможения, имеется и смешанное» (Павловские среды, т. III, стр. 51, 1949). И. П. Павлов (1935) считал, что «как приходящие в полущария извне раздражения связываются там в одних случаях с определенными пунктами, находящимися в состоянии раздражения, так такие же раздражения могут в других случаях вступать тоже, на основании одновременности, во временную связь с тормозным состоянием коры, если она в таком находится. Это явствует из того, что такие раздражители имеют тормозное действие, вызывают сами по себе тормозной процесс, являясь отрицательными раздражителями» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 329). Это павловское положение дальше было развито П. С. Купаловым и В. К. Федоровым.

В. К. Федоров (1949б), исследуя характер развития торможения при угашении условного рефлекса, обратил внимание на более резкий эффект торможения после первых неподкреплений, чем на последующие применения раздражителя без подкрепления безусловным рефлексом. Резкое торможение условного эффекта на первые неподкрепления Федоров считает результатом возникновения запредельного торможения, на основе которого затем развивается условное торможение. К такому выводу Федоров пришел и на основании наблюдения за характером выработки дифференцировок и запаздывания. На основании своих опытов Федоров считает, что все виды внутреннего торможения вырабатываются на основе безусловного торможения (отрицательной индукции и запредельного).

П. С. Купалов (1955б) считает начальное торможение, возникающее в первые моменты угашения, выработки дифференцировки, а также запаздывания, безусловным. При последующих применениях тормозного раздражителя присоединяются и элементы выработанного, внутреннего торможения. На основании этих данных Купалов делает общий вывод: оба вида торможения — безусловное и условное — связаны и в конце концов ни один из них не протекает отдельно. «Совершенство актов высшей нервной деятельности обеспечивается постоянным содружеством врожденных и вырабатываемых нервных механизмов» (стр. 162).

Безусловное и условное торможение сходны, но в то же время они отличаются целым рядом существенных признаков.

Безусловное торможение является более древним свойством нервной ткани, оно присуще всей нервной системе. Условное торможение является результатом эволюции свойств нервной ткани и характерно лишь для высших образований нервной системы — коры головного мозга высших животных и человека. У взрослых животных безусловное торможение появляется сразу, без предварительной выработки «с места», тогда как условное формируется постепенно: оно вырабатывается на основе механизма временных связей.

Условное торможение, по сравнению с безусловным, является менее устойчивым при воздействии факторов внешней и внутренней среды организма. Большая мобильность внутреннего торможения обеспечивает более совершенное приспособление организма к изменениям условий существования.

Особенности и отличия отдельных форм торможения дают основания многим исследователям высказывать разные теории и предположения о различной природе и механизмах тормозного процесса. С момента открытия периферического (Weber, 1845; Pflüger, 1857) и центрального (И. М. Сеченов, 1863а, б; 1864а, б; 1865; 1882) торможения накопилось огромное количество исследований этой функции нервной системы. Однако и до сих пор нет единого мнения о ее природе и механизме.

Первые высказывания о механизме центрального торможения относятся к периоду его открытия и первого экспериментального изучения. Так, Розенталь (Rosental, 1862) считал, что торможение является результатом увеличения сопротивления на путях центрального проведения возбуждения; Шифф (Schiff, 1862, 1873), Герцен (Herzen, 1864) и др. — истощения вследствие перевозбуждения; И. Ф. Цион (1870, 1873, 1874) — интерференции тормозных и тормозящих возбуждений; Геринг и Шеррингтон (Hering u. Scherrington, 1879) — наличия специальных тормозных нервов и т. д.

Все эти гипотезы носили умозрительный характер и не получили дальнейшего развития и экспериментального подтверждения.

Более систематические попытки выяснить механизм центрального торможения появились в начале девяностых годов. Начало экспериментальному исследованию механизма торможения положено Н. Е. Введенским, открывшим явление оптимума и пессимума нервно-мышечного прибора (1886), лабильности (1891) и парабиоза (1901). Введенский рассматривал торможение как особый случай возбуждения, как его модификацию. Одни раздражения в одних и тех же образованиях вызывают возбуждение, другие — торможение. Конечный результат определяется соотношением силы и частоты раздражения и лабильностью ткани. Частые или очень сильные нервные импульсы вызывают в мало лабильных образованиях стойкое и неколеблущееся возбуждение — функциональный парабиоз, который блокирует проведение распространяющегося возбуждения, и при этом возникают все признаки торможения.

Была попытка свести явления периферического и центрального торможения к рефрактерной фазе (Verworn, 1903, 1907; Frölich, 1909; Lucas, 1911; Adrian u. Lucas, 1912; Adrian, 1924). Критический анализ представлений Ферворна и Фрелиха, а также Эдриана и Люкаса дан в работе А. А. Ухтомского «Парабиоз и доминанта» (1927).

Л. Л. Васильев (1927, 1955) считает, что торможение может быть как катэлектротонической, так и анэлектротонической природы, но оба типа являются выражением различных фаз процесса возбуждения. Автор считает необходимым резко различать типы угнетения (аккомодационное, адаптационное, парабиотическое, побочное парабиотическое) и типы периферического торможения (рефрактерная и субнормальная фаза, пессимальное торможение мионеврального аппарата и т. д.), а следовательно и различать их физиологическую природу.

И. С. Беритов (1937), Мак Куллох, Летвин, Питс и Делл (M. Culloch, Lettwin, Pitts a. Dell, 1952) рассматривают торможение как анэлектротоническое воздействие нейропила (дендритов), а Брукс и Екклз. (Brooks a. Eccles, 1947) — как анэлектро-

тоническое воздействие промежуточных нейронов низкой возбудимости и лабильности — клеток Гольджи. Реншау (Renschaw, 1941, 1946) и Ллойд (Lloyd, 1941, 1943) выдвинули гипотезу торможения анэлектротоническим влиянием пресинаптических потенциалов коллатералей. В последние годы Д. С. Воронцов (1953, 1956) придает важное значение структуре нервных окончаний на теле нейрона. Воронцов различает возбуждающие и тормозящие нервные окончания.

Ю. М. Конорский (1948а, б) считает, что и тормозной условный рефлекс вырабатывается благодаря образованию (формированию) тормозного синаптического соединения между центром условного и безусловного рефлексов.

Н. А. Рожанский (1948) на основании исследования подкорковых реакций пришел к выводу, что «возбуждение и торможение являются двумя морфологическими самостоятельными процессами» (стр. 64).

П. Г. Костюк (1956), изучая торможение в двигательных нейронах рефлекса разгибания и сгибания при одиночном раздражении, пришел к выводу, что так называемое первичное торможение («прямое торможение» по Ллойд) анэлектротонической природы. Причем, анэлектротонический синдром в мотонейронах является синаптическим, а не дендритным, как это полагает И. С. Беритов и А. И. Ройтбак. Последние исследования Экклза (Ekkls, 1957) при помощи внутриклеточного отведения потенциалов показали, что при так называемом прямом торможении возникает гиперполяризация поверхности тормозимой клетки.

И. С. Беритов и А. И. Ройтбак (1955), И. С. Бериташвили (1956) на основании осциллографических исследований электрической активности разных отделов и слоев коры больших полушарий при их возбуждении и торможении пришли к подтверждению однородности природы процесса возбуждения и торможения. Согласно представлению авторов, афферентные импульсы производят, наряду с возбуждением звездчатых и других нейронов, торможение пирамидных нейронов, дендриты которых они активизируют в верхних слоях коры. Авторы предполагают существование двух приборов: прибор для возбуждения (тело клетки + аксон) и прибор для торможения (дендриты с боковыми придатками — «шипиками»). Возбуждение нейрона происходит под влиянием быстро протекающих потенциалов возбуждения клеточных синапсов, торможение же возникает под влиянием медленных потенциалов возбуждения в дендритных синапсах. Возникновение в дендритах локальных потенциалов ведет к понижению деятельности соответствующих клеток благодаря анэлектротоническому угнетению расположенных на них синапс. В результате этих противоположных влияний и в зависимости от их интенсивности клетка может находиться или

■ состоянии возбуждения, или в состоянии торможения. Следовательно, одни эфферентные нейроны возбуждаются, другие тормозятся и соответственно — одни органы приходят в активное состояние, другие — в состояние покоя.

Д. А. Бирюков (1955) на основании изучения условного торможения у животных, находящихся на различных ступенях развития, пришел к выводу, что условнорефлекторное торможение возникает позднее, чем условнорефлекторное возбуждение. По данным Бирюкова, условнорефлекторное торможение возникает лишь у животных с достаточно выраженной корой больших полушарий. Автор приходит к выводу о возможности самостоятельного проявления возбуждения и торможения у животных с низкой организацией нервной системы и о сохранении известной самостоятельности нервных процессов у высших животных. Эта точка зрения не разделяется многими физиологами (Л. А. Орбели, В. Н. Черниговский, Л. Г. Воронин и др.).

Кроме различных концепций об электрической природе торможения, в литературе продолжает обсуждаться концепция нейрогуморального механизма центрального торможения, впервые выдвинутая исследованиями Шеррингтона (Sherrington, 1925), Белифа, Фултона и Лиддела (Baliff, Fulton a. Liddell, 1925), А. Ф. Самойлова, М. А. Киселева (1927), а затем энергично поддерживаемая Розенблютом (Rosenblueth, 1934).

К. М. Быков (1955) придает важное значение изучению сосудистых реакций мозга, трофики нервной ткани, так как ее функция может осуществляться лишь при постоянном снабжении ее кислородом, питательными веществами и своевременным удалением конечных продуктов обмена веществ. С этой точки зрения представляют интерес исследования обменных процессов при различных функциональных состояниях мозга. Как показали исследования (А. В. Палладина, 1956; Г. Е. Владимирова, 1953, 1954; Е. А. Владимировой, 1950, 1953), состояние торможения, вызываемое действием снотворных веществ, характеризуется рядом биохимических изменений: снижается интенсивность гликолиза, уменьшается интенсивность обновления рибонуклеиновой кислоты, фосфопротеинов, фосфолипидов. Понижается интенсивность окислительных процессов, уменьшается содержание аммиака. Вместе с тем повышается содержание АТФ. Снижение аммиака до нормы при выработке дифференцировочного торможения наблюдала Е. А. Владимирова (1957).

Некоторые исследователи считают, что торможение связано с усилением гликолиза и фосфоролиза гликогена и в этом они видят восстановительное значение торможения (О. Г. Политько, 1953; А. А. Зубков, 1955).

Электрофизиологические исследования (М. Н. Ливанов, 1945; Morrell, Ross, 1953; Anguà, 1954; К. Jus, 1954; А. Jus, 1954; К. Jus, 1954; Л. Я. Голубева, 1955; В. С. Русинов, 1955;

Р. Н. Ливанов, 1950 и т.
коркового т.
ность коры.
дования так
ным процесс
порога воз
Уже кор
торможения
ния для экс
единого мн
простых нер
относится к
Наиболее
рия парабн
нить многие
и в централ
И. П. Пав
каждый сво
Н. Е. Введ
цессов воз
в друга пр
И. П. Пав
высших от
неоднократ
нервных п
Вопрос
И. П. Пав
множество
и тормож
не поддает
кн. 2, стр.
В статье
жения, И.
определенн
ной. И это
ным, вспом
проводник
энергии в
ленных усл
жительног
(И. П. Пав
Мы уже
вого тормо
биотически
которую у
парате. И.

Р. Н. Лурье, М. Я. Рабинович и Л. Т. Трофимов, 1956; А. Б. Коган, 1956 и многие другие) показали, что с развитием видов коркового торможения изменяется биоэлектрическая активность коры. Биохимические и электрофизиологические исследования также показывают, что торможение является активным процессом; его нельзя свести к покою или изменению порога возбудимости нервной клетки.

Уже короткое изложение некоторых взглядов на природу торможения показывает, насколько сложна проблема торможения для экспериментального ее решения. Если у физиологов нет единого мнения о природе торможения, возникающего в более простых нервных образованиях, то это еще в большей мере относится к пониманию механизма коркового торможения.

Наиболее разработанной теорией торможения является теория парабриоза Введенского, т. к. она дает возможность объяснить многие явления, протекающие как в периферических, так и в центральных нервных аппаратах.

И. П. Павлов и Н. Е. Введенский, независимо друг от друга, каждый своим путем, пришли к изучению процесса торможения. Н. Е. Введенский доказал генетическую связь и единство процессов возбуждения и торможения, их взаимный переход друг в друга при изучении нервно-мышечного препарата лягушки. И. П. Павлов, изучая процесс возбуждения и торможения в высших отделах центральной нервной системы у собаки, также неоднократно подчеркивал взаимную связь противоположных нервных процессов.

Вопрос о взаимоотношении возбуждения и торможения И. П. Павлов считал «проклятым» вопросом, т. к., несмотря на множество изученных частных отношений между возбуждением и торможением, «общий закон связи этих процессов до сих пор не поддается точной формулировке» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 228).

В статье «Условный рефлекс», рассматривая формы торможения, И. П. Павлов писал: «...Мы имеем превращение при определенных условиях раздражительного процесса в тормозной. И это можно сделать для себя до некоторой степени понятным, вспомнив, что в периферических аппаратах афферентных проводников мы имеем постепенное превращение разных видов энергии в раздражительный процесс. Почему бы при определенных условиях не происходить превращению энергии раздражительного процесса в энергию тормозного и наоборот». (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 329).

Мы уже упоминали о том, что развитие всех видов коркового торможения сопровождается гипнотическими (т. е. парабриотическими) фазами, хотя и не в той последовательности, которую установил Введенский на нервно-мышечном препарате. И. П. Павлов придавал этим данным очень важное

значение и, высоко оценивая исследования Н. Е. Введенского, все же писал: «Мы не разделяем его теории, но имели основание, как он сделал это с полным правом для нервного волокна, все наблюдаемые изменения от возбуждения до торможения приурочить к одним и тем же элементам — нервным клеткам.

Едва ли можно оспаривать, что настоящую теорию всех нервных явлений даст нам только изучение физико-химического процесса, происходящего в нервной ткани и фазы которого дадут нам полное объяснение всех внешних проявлений нервной деятельности, их последовательности и связи» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 48).

И. П. Павлов не разделял парабиотическую теорию торможения, хотя и высоко ценил фактические данные Введенского. Причиной этому было, по-видимому, наличие ряда фактов и наблюдений, которые трудно было понять исходя из теории парабиоза. Парабиотическое торможение в школе Введенского рассматривалось как «перевозбуждение», связанное с усилением диссимиляторного процесса, с большой энергетической тратой (А. А. Ухтомский, 1927). Это представление было несовместимо с учением И. П. Павлова об охранительной, защитной роли торможения от функционального ослабления и истощения корковых клеток. Далее, согласно парабиотической теории, подкорка, как образование с меньшей функциональной подвижностью по сравнению с корой, должна быстрее переходить в запредельное (пессимального характера) торможение, чем кора, по фактическим же данным лабораторий И. П. Павлова получается наоборот — кора быстрее и сильнее тормозится, чем подкорка. С точки зрения парабиотической теории трудно понять явление растормаживания.

В последние годы в лаборатории А. Н. Магницкого (1948, 1951) показано, что при переходе возбуждения в торможение во время пессимума диссимиляторные процессы в мышце ослабляются: интенсивность окислительных процессов снижается, уменьшается трата гликогена, аденозинтрифосфатной кислоты, фосфагена и т. д. В свете этих данных парабиоз, как и торможение, может выполнять охранительную функцию. Это не сколько сближает точки зрения двух физиологических школ на природу и роль торможения. Однако имеются еще разногласия, требующие экспериментального решения. Снижение уровня энергетических трат в мышце, при ее непрямом пессимальном раздражении по сравнению с мышцей при оптимальном раздражении не вызывает сомнения, но это является результатом развития пессимума в мионевральном синапсе, а не в мышце.

Последователи учения Введенского-Ухтомского — А. Н. Магницкий; 1951; Н. В. Голиков, 1954; В. С. Русинов, 1955; И. П. Чукичев, 1953 и др. обращают внимание, главным образом, на общность всех форм торможения и считают, что все они могут

быть поняты с точки зрения теории парабיוза. Другие же исследователи (Л. А. Орбели, 1955; П. С. Купалов, 1955б; Д. А. Бирюков, 1955; В. Н. Черниговский, 1955 и др.) считают, что все формы торможения нельзя объяснить механизмом парабюза.

Если учесть взгляды (см. стр. 66—67) на общность форм безусловного и условного торможения и, в частности, тот факт, что запредельное торможение, пессимальная природа которого не вызывает сомнения, принимает участие в образовании форм условного торможения, то мы должны сделать вывод о парабюотическом механизме появления условного торможения и о том, что его дальнейшая выработка и упрочение осуществляются по принципу временных связей.

Очень оригинальную точку зрения на природу коркового торможения, заслуживающую особого внимания, развивает П. К. Анохин.

П. К. Анохин (1956) считает, что торможение возникает в результате «трудного состояния», как следствие «конфликта двух возбуждений». Неподкрепление едой уже возникшего условного пищевого возбуждения вызывает у животного активную отрицательную биологическую реакцию — собака визжит, скулит, отворачивается от кормушки, вырывается из лямок, резко изменяется деятельность сердца, дыхания и т. д. Автор полагает, что биологическая отрицательная реакция, возникающая ■ ответ на неподкрепление, вступает в конфликт с биологической положительно-пищевой реакцией и, как более активная, подавляет ее. По мере неподкрепления начальный «конфликт возбуждений» сглаживается. Биологическая отрицательная реакция уменьшается, в частности, приходят к норме ее вегетативные компоненты и ■ то же время положительно-пищевая условная реакция полностью затормаживается, т. е. торможение становится «прочным опытом животного».

Автор считает, что механизм упрочения торможения остается неясным и требует дальнейших исследований. Придерживаясь точки зрения П. К. Анохина, нельзя понять механизм развития угасательного торможения при подкреплении, нельзя понять механизм развития торможения при запаздывании, образования тормозных защитных (кислотных, электрокожных) рефлексов и т. д. В последних случаях не возникает «трудного состояния», «конфликта двух возбуждений», отрицательных реакций, о которых говорит Анохин, и тем не менее корковая клетка переходит в состояние торможения. П. К. Анохин продолжает придерживаться своей прежней точки зрения (1933, 1936, 1948) на природу торможения, как на «перемещение возбуждения в эффекторном комплексе».

Резкое торможение пищевой реакции после первых неподкреплений можно было бы объяснить влиянием отрицательной индукции, но автор отказался от представления об отрицатель-

ной индукции. «...С нашей точки зрения, — пишет автор, — вновь возникший комплекс возбуждения (функциональная система) создает лишь невозможность выхода других возбуждений на эффекторные пути, хотя они могут быть и не заторможенными полностью» (П. К. Анохин, 1948, стр. 48).

Конечный эффекторный результат, по Анохину, зависит от центральной организации «какого-либо специфического комплекса возбуждения», т. к. в момент организации этого комплекса происходит «вытормаживание» отдельных эффекторных компонентов. Причем это «вытормаживание», «например секреторного компонента целой условной реакции, происходит отнюдь не в первых инстанциях распространения условного возбуждения. Оно должно происходить где-то на последующих путях организации ответного комплекса возбуждений. Легко видеть, что этот вывод противоречит общепринятому положению в нашей школе о том, что торможение возникает в том пункте коры, куда адресуется данный раздражитель» (стр. 47, 1948).

Подробный разбор и критика взглядов П. К. Анохина на природу внутреннего торможения дан в статье П. С. Купалова (1957).

В последней своей монографии П. К. Анохин (1958) излагает свою прежнюю точку зрения на механизм внутреннего коркового торможения.

Некоторые зарубежные физиологи и особенно психолог-бихевиористы (Guthrie, 1930; Wenger, 1936; Wendt, 1936, Hilgard a. Morgius, 1940; Schilder, 1949 и др.), исходя из идеалистической прагматической философии, принципа эмпиризма и феноменализма, отрицают павловское учение о торможении, иррадиации возбуждения и торможения, о замыкательной функции коры и т. д. (см. Ф. П. Майоров, 1949; П. С. Купалов, 1955а) на том основании, что оно якобы не наблюдается непосредственно в опыте. Торможение той или иной реакции они сводят к уменьшению процесса возбуждения по принципу конкурирующих реакций. Исходя из этого, авторы не в силах объяснить отдельные виды торможения. Так, Гетри для объяснения запаздывания привлекает проприоцептивные импульсы. Он считает, что истинным возбудителем условного рефлекса является не условный раздражитель, а проприоцептивные импульсы, порожденные ориентировочной реакцией на применение раздражителя. Исходя из этого, Гетри противопоставляет свои рассуждения учению И. П. Павлова и обвиняет его в том, что он якобы объясняет запаздывание «таинственной латенцией», что видимое расхождение во времени условного раздражителя и ответа на него есть «иллюзия», что Павлов позабыл о существовании центростремительных импульсов от двигательного аппарата и т. д. Напомним, что и И. С. Бериташвили (1932, стр. 325) утверждение И. П. Павлова о тормозной природе «недеятель-

ной» фазы запаздывающего рефлекса называл «гипотетическим представлением».

И. П. Павлов в статье «Ответ физиолога психологам» (1932) со всей решительностью отверг «доводы» Гетри, показав их несостоятельность. Приведем некоторые высказывания И. П. Павлова по этому поводу: «Прежде всего, если согласиться с автором, что не звонок, а центростремительные импульсы от двигательного акта прислушивания есть настоящие возбудители условного эффекта, то почему же этот эффект все-таки наступает не сразу, а запаздывает (в случае запаздывающего рефлекса) и притом соответственно величине интервала между началом стимула и началом безусловного рефлекса. Ведь, когда безусловный раздражитель отставлен от начала условного на более короткое время, только на несколько секунд, то и эффект — пусть он, по автору, от центростремительных импульсов двигательного акта прислушивания — появляется также скоро, через 2—3 секунды. Следовательно, где же объяснение длительности запаздывания, почему же при отставленных на минуты раздражителях, безусловного от условного, те же раздражители автора (центростремительные импульсы движения) действуют через минуты?» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. 2, стр. 156). Данные Гетри не дают возможности ответить на этот вопрос. Кроме того, нет никаких оснований принимать постоянное действие раздражителей, о которых говорит Гетри, так как известно, что ориентировочная двигательная реакция существует только во время первого короткого периода применения новых раздражителей; со временем она угасает и сменяется специальной двигательной реакцией, свойственной данному безусловному раздражителю. Условный раздражитель становится суррогатом безусловного раздражителя. «Животное, в случае условного пищевого рефлекса, может лизать вспыхивающую лампу, может как бы хватать ртом, есть сам звук, при этом облизываться, щелкать зубами, как бы имея дело с самой пищей» (стр. 157). В случае запаздывающего рефлекса, животное остается индифферентным; в первый период действия условного раздражителя даже приходит в сонное состояние, а с приближением времени действия безусловного раздражителя оно сменяется резкой двигательной-пищевой реакцией. И. П. Павлов подчеркнул, что запаздывание не «таинственная латенция», а торможение, возникающее в первый период действия условного раздражителя. «Хотя продолжающийся значительное время условный внешний раздражитель остается одним и тем же, но для центральной нервной системы и специально, надо думать, для больших полушарий он в разные периоды его продолжения отчетливо разный... Очевидно, состояние раздражаемой корковой клетки под влиянием внешнего раздражителя последовательно меняется и в случае запаздывающего рефлекса только

состояние клетки, близкое по времени к присоединению безусловного рефлекса, является сигнальным условным раздражителем» (стр. 157—158).

И. П. Павлов придавал очень важное биологическое значение торможению при запаздывании и рассматривал его как корковый механизм анализа времени действия раздражителя.

В 1912 г. в речи на торжественном заседании Общества русских врачей, посвященном памяти И. М. Сеченова, касаясь работы И. М. Сеченова «О задерживающих рефлекс центрах» (1863), И. П. Павлов говорил: «Сочинение это и описанный в нем факт надо считать первой победой русской мысли в области физиологии...» (И. П. Павлов, 1951, т. III, кн. I, стр. 196). С момента работ И. М. Сеченова проблема центрального торможения является ведущей проблемой физиологии, и в ее разработке приоритет на стороне отечественных ученых.

Если на данном этапе развития физиологии имеются расхождения во взглядах на природу и механизм торможения, то это является залогом дальнейших плодотворных научных исследований и окончательного решения самой сложной проблемы современного естествознания — проблемы возбуждения и торможения и их взаимосвязи.

На примере запаздывающих рефлексов, по внешнему проявлению корковой деятельности, экспериментатор имеет возможность наблюдать ■ более явной форме переход возбуждения в торможение и наоборот — торможения ■ возбуждение.

Изучение динамики этого взаимоперехода безусловно представляет значительный интерес. Этому вопросу и посвящаются наши экспериментальные исследования.

ЭКСПЕРИМЕНТ

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводились на семи собаках: Фок и Барс. У шести собак давались условные раздражители, адресованные к различным частям тела: свет лампы в 40 свечей, звук колокола, запах мяса, тепло бедра при помощи калориметра.

Условными раздражителями были: свет лампы в 40 свечей, звук колокола, запах мяса, тепло бедра при помощи калориметра. Порядок применения раздражителей: звонок — свет лампы — запах мяса — тепло бедра. (Зв.—Св.—К₁₂—Зв.)

Порядок применения раздражителей: звонок — свет лампы — запах мяса — тепло бедра. (Зв.—Св.—К₁₂—Зв.)

Порядок применения раздражителей: звонок — свет лампы — запах мяса — тепло бедра. (Зв.—Св.—К₁₂—Зв.)

Порядок применения раздражителей: звонок — свет лампы — запах мяса — тепло бедра. (Зв.—Св.—К₁₂—Зв.)

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

ГЛАВА VI

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДОПЫТНЫХ СОБАК

I. Методика исследования

Опыты проведены методом условных пищевых слюнных рефлексов на семи собаках — Скиф, Моржик, Рябко, Бобр, Букет, Фок и Барс. У шести первых собак вырабатывались запаздывающие условные рефлексы (з. у. р.) на систему условных раздражителей, адресуемых к различным анализаторам.

Условными раздражителями служили звук электрозвонка, свет лампы в 40 свечей и раздражение кожи ■ области левого бедра при помощи касалки (двенадцать касаний в минуту).

Порядок применения условных раздражителей был следующий: звонок — свет — касалка — звонок — свет — касалка (Зв.— Св.— K_{12} — Зв.— Св.— K_{12}), т. е. ■ опыте каждый раздражитель применялся дважды. Интервалы между применением условных раздражителей были 6-минутные, а после упрочения рефлексов — 4-минутные.

По истечении времени изолированного действия условного раздражителя к нему присоединялось действие безусловного раздражителя — еда 40 г мясо-сухарного порошка, которое в течение первых 10 сек. сочеталось с действием условного раздражителя.

Опыты проводились ежедневно в определенное время дня в обычной комнате. Сначала собак приучили прыгать на станок и ложиться головой в сторону стенки станка, где была щель, через которую при помощи специального рычага бесшумно подавалась кормушка. Воронка или баллончик для улавливания количества выделяемой слюны при помощи менделеевской закладки прикреплялись к поверхности кожи щеки собаки на месте выведенного отверстия протока околоушной слюнной железы.

Экспериментатор во время опыта находился возле животного в той же комнате. Пульт раздражителей и экспериментатор были отгорожены от животного фанерной перегородкой. После постройки звуконепроницаемой камеры опыты проводились в камере. Движение собак ограничивалось лямками.

Величина условнорефлекторного слюноотделения отмечалась количеством капель или же показателем (в делениях шкалы) перемещения подкрашенной жидкости в трубке, соединенной воздушно-водяной системой с баллончиком. Количество подкрашенной жидкости, передвинувшейся в трубке на 5 делений шкалы, равнялось одной капле слюны. В приведенных в работе протоколах опытов величина слюноотделения указана в большинстве случаев в каплях. Кроме регистрации условного слюноотделения, учитывалась ориентировочная реакция, двигательнo-пищевая на условный раздражитель и кормушку (поворот головы и глаз), а также пищевая двигательная реакция рта (облизывание, жевательные, глотательные движения).

У Скифа, Моржика, Рябко и Бобра сразу начали вырабатывать запаздывающие условные рефлексы с отставлением без условного раздражителя на 3 минуты, т. е. на 180-й секунде изолированного действия условного раздражителя подавалась кормушка с мясо-сухарным порошком. На 190-й секунде действие условного раздражителя прекращали. После того, как собака съела порцию мясо-сухарного порошка, кормушка бесшумно убиралась и снова заполнялась порцией мясо-сухарного порошка. У Фока сначала вырабатывались совпадающие условные рефлексы на ту же самую систему условных раздражителей, а затем вырабатывались отставленные. Постепенно удлиняя время изолированного действия условных раздражителей, отставление было доведено до 30 секунд, а затем до полутора минут. После того, как условнорефлекторные реакции стали более или менее постоянными, время изолированного действия условных раздражителей сразу удлинили еще на полторы минуты, т. е. отставление так же, как и у других собак, доведено до 3-х минут.

У Букета сначала были выработаны отставленные условные рефлексы на полторы минуты. После их упрочения ежедневно на 5 секунд удлинялось время изолированного действия раздражителей, и это проводилось до тех пор, пока отставление не было доведено до 3-х минут.

У Барса были выработаны и более трех лет практиковались отставленные на 30 секунд пищевые условные рефлексы на звонок, свет, касалку и кожно-механическая дифференцировка по месту. В системе отставленных рефлексов вырабатывался запаздывающий рефлекс с отставлением подкрепления на 3 минуты, вначале на звук зуммера средней интенсивности, а затем на звук генератора силой 60 дб. Система условных раздражителей в опыте применялась в такой последовательности: Зв.—

Ко (на плече) — ...
Ко (на плече) — ...
Некоторые ...
танной работы.

2. Характер

Кроме систематиче-
подопытных собак на-
и т. д. на протяжении
нервной системы и тор-
сов возбуждения и тор-
вешенности их. Сила пр-
дневным или двухднев-
бой; о ней судили так:
процесса торможения
ровка до 5 минут; по-
жила также скорости
ность и уравновешен-
раздражителей много-
слабых раздражителей
раздражителя в тор-
3) «сшибкой» нервн-
ботки запаздывающ-
дающие и их восста-
нервной системы на

Скиф — кобель, д-
граммов. В лаборат-
использовал его как
Скиф быстро привы-
воле. В лаборатории
ся вблизи выходных
не обладал. Пищев-
и поведению Скиф
В начале опыта
ходился в состоянии
он вертелся, время
ведения опытов об-
Во время интерва-
сонливости.

На первые пр-
вал резкой и к-
Связь между усло-
новилась очень бы-
лись.
С февраля 1944
ботке запаздываю-

K_0 (на плече) — Св. — K_{12} (на бедре) — Зум. — Зв. — K_0 — Св. — K_{12} (K_{12} — двенадцать касаний в минуту; K_0 — тормозный раздражитель, тоже 12 касаний ■ минуту).

Некоторые детали методики приведены ■ отдельных главах данной работы.

2. Характеристика подопытных собак

Кроме систематического наблюдения за поведением наших подопытных собак на свободе, во время опыта, в вивариуме и т. д. на протяжении нескольких лет для определения типа их нервной системы мы применили прием испытания силы процессов возбуждения и торможения, а также подвижности и уравновешенности их. Сила процесса возбуждения испытывалась однодневным или двухдневным голоданием собак, кофеиновой пробой; о ней судили также по скорости выработки рефлекса. Сила процесса торможения испытывалась удлинением дифференцировки до 5 минут; показателем силы тормозного процесса служила также скорость выработки дифференцировки. Подвижность и уравновешенность испытывались: 1) заменой стереотипа раздражителей многократным применением одного из наиболее слабых раздражителей системы; 2) переделкой положительного раздражителя ■ тормозной, ■ тормозного в положительный; 3) «сшибкой» нервных процессов. Кроме того, характер выработки запаздывающих условных рефлексов, переделка в совпадающие и их восстановление были важным показателем типа нервной системы наших подопытных собак.

Скиф — кобель, дворняга, 1944 года рождения, вес 29 килограммов. В лабораторию попал в 1947 г. от хозяина, который использовал его как сторожевую собаку при охране магазина. Скиф быстро привык к лаборатории: сначала содержался на воле. В лаборатории был всегда спокойным и чаще всего ложился вблизи выходных дверей. Пассивно-оборонительной реакцией не обладал. Пищевая возбудимость сильная. По внешнему виду и поведению Скиф сильный, уравновешенный агрессивный пес.

В начале опыта на протяжении нескольких дней Скиф находился ■ состоянии повышенной двигательной возбудимости, он вертелся, время от времени скулил и т. д., но по мере проведения опытов общая возбудимость уменьшилась и исчезла. Во время интервалов у Скифа даже развивалась небольшая сонливость.

На первые применения условных раздражителей реагировал резкой и кратковременной ориентировочной реакцией. Связь между условными ■ безусловными раздражителями устанавливалась очень быстро, а ориентировочные реакции затормозились.

С февраля 1948 г. начались систематические опыты по выработке запаздывающих условных рефлексов сразу с отставлением

подкрепления на 3 минуты. Запаздывающие условные рефлексy на систему условных раздражителей у Скифа выработались сравнительно быстро и легко.

Суточное голодание в меньшей степени, а двухсуточное — более значительной вызывало растормаживание запаздывания и увеличение условного рефлекса. Кофеин в дозе 0,3 вызывал лишь незначительное растормаживание запаздывания, а в дозе 1,0 — довольно значительное растормаживание и усиление фазы возбуждения рефлекса. Удлинение времени действия дифференцировочного агента до 5 минут не вызывало растормаживания дифференцировочного торможения. Положительные и тормозные рефлексy у Скифа выработались легко и сравнительно быстро стали прочными. Изменение порядка применения раздражителей не нарушало нормального течения рефлексов на применяемые условные раздражители. Испытание на всех местах системы кожно-механического условного раздражителя не привело к воспроизведению стереотипа. Выработка типичных запаздывающих рефлексов и длительное время сохранения определенного соотношения процессов торможения и возбуждения указывает на то, что нервная система Скифа обладает свойствами хорошей уравновешенности и подвижности нервных процессов.

Общий характер условнорефлекторной деятельности Скифа и проведенные испытания по определению силы, подвижности и уравновешенности нервных процессов дают основания отнести его к собакам сильного подвижного типа нервной системы с небольшим преобладанием процесса возбуждения над процессом торможения.

Моржик — кобель, дворняга, вес 15 килограммов. Куплен в возрасте 8 месяцев. Моржик очень суетливый и подвижный пес, реагирует на малейшие изменения внешней среды длительным активным исследовательским рефлексом, охотно и быстро «знакомится» с другими собаками и незнакомыми людьми, игрив и навязчив. Не проявляет ни малейшей агрессивности. На применение условных раздражителей Моржик реагировал ярко выраженной ориентировочной реакцией, которая постепенно затормозилась и заменилась двигательной пищевой реакцией на условный раздражитель. Позже появились установочные реакции на последующий условный раздражитель системы в виде поворота головы и глаз. Незначительные внешние раздражители затормаживали как условную, так и безусловную рефлекторные реакции.

Для поддержания работоспособности Моржика необходима была частая смена раздражителей, разнообразие опыта, тому же способствовало и присутствие экспериментатора. При однообразной экспериментальной обстановке наступала сонливость и даже сон. Отставленные на 30 секунд рефлексy вырабатыва-

лись быстро, а затем — значительное растормаживание условных рефлексов. Дозы 0,6 — до 177%; 3) доведенной таблицы, по неодинаковой степени раздражители ра-

Условные раздражители	Время изолированного действия в сек.	Величина при...
		До приема
Звонок	180	9
Свет	180	6
Касалка	180	5
М-120+	30	3
М-60—	0	0
М-120+	30	3
		26

Растормаживание доз 0,6 и особенно при этом не растормаживание дозе 1,0 резко изме-



Рис. 1. Ход цифр при раздражении к восстановлению раз-

6—П

лись быстро, укреплялись медленно, причем тормозные медленнее, чем положительные. Суточное голодание вызывало незначительное растормаживание запаздывания и повышение величины условных рефлексов. Испытание различных доз кофеина дало следующие результаты: 1) доза 0,3 г вызвала увеличение суммарного условного эффекта до 165%; 2) доза 0,6 — до 177%; 3) доза 1,0 — до 106%. Как видно из нижеприведенной таблицы, прием различных доз кофеина приводил к неодинаковой степени увеличения условного эффекта на условные раздражители различной физической силы.

Таблица 1

Величина условных рефлексов у Моржика
при приеме различных доз кофеина

Условные раздражители	Время изолированного действия в сек.	Величина условного эффекта ■ капля слюны до ■ после приема различных доз кофеина					
		До приема	В день приема 0,3	До приема	В день приема 0,6	До приема	В день приема 1,0
Звонок	180	9	14 (156%)	8	14 (175%)	13	9 (65%)
Свет	180	6	10 (167%)	6	14 (203%)	8	10 (125%)
Касалка	180	5	12 (240%)	4	10 (250%)	5	7 (140%)
M-120+	30	3	3 (100%)	4	5 (125%)	3	4 (133%)
M-60—	0	0	—	0	1	0	0
M-120+	30	3	4 (133%)	4	3 (75%)	2	3 (150%)
		26	43 (165%)	26	46 (177%)	31	33 (106%)

Растормаживание запаздывания наступило при приеме дозы 0,6 и особенно при дозе 1,0 кофеина. Дифференцировка при этом не растормаживалась. Общее поведение Моржика при дозе 1,0 резко изменилось: он скулил, вертелся на станке, пы-

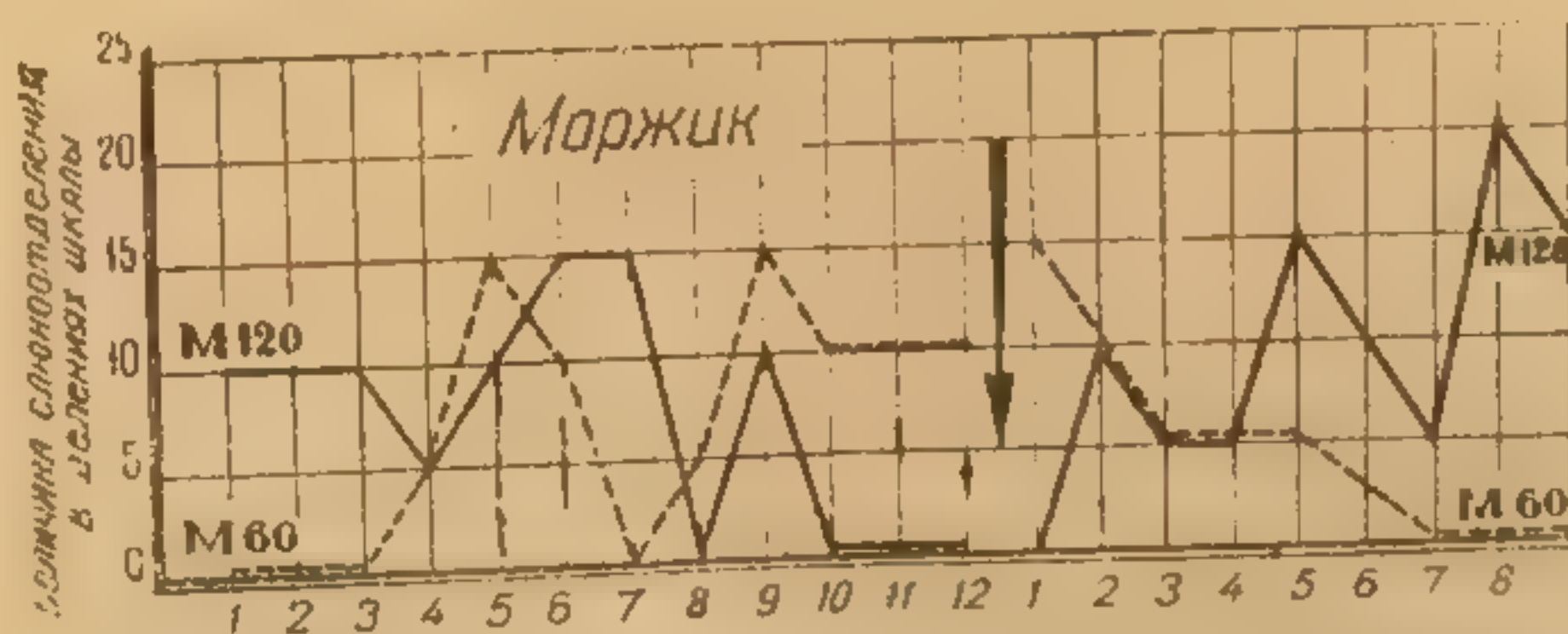


Рис. 1. Ход переделки рефлексов у Моржика. Цифры по оси абсцисс — количество применений раздражителей. Стрелкой обозначен переход к восстановлению прежнего сигнального значения раздражителей. На рис. 2 и 3 обозначения те же.

тался освободиться от лямок и т. д. Таким образом, доза кофеина 1,0 была предельной для Моржика. Удлинение до 5 минут времени действия дифференцировочного агента (М-60) не привело к растормаживанию дифференцировки. Переделка положительного раздражителя (М-120) в тормозной и тормозного (М-60) — положительный произошла быстро и одновременно, а обратная переделка, т. е. восстановление прежних сигнальных значений условных раздражителей, произошла еще быстрее (см. рис. 1).

Типичные запаздывающие условные рефлексy у Моржика вырабатывались медленно, с трудом. После упрочения системы запаздывающих рефлексов изменение порядка применения условных раздражителей вело к временному и незначительному нарушению закона силы. Применяя кожно-механический раз-

Опыт 417. 26. III 1951 г. (перед испытанием), Моржик.

Время применения раздражителя час., мин.	Условный раздражитель		Период запаздывания мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Колич. прим.	Название				
1	2	3	4	5	6	7
14.23	831	Зв.	2.10	0 0 0 0 4 13	17	Взглянул на звонок, потянулся. Изредка поглядывает на лампу и касалку.
14.30	826	Св.	2.28	0 0 0 0 1 9	10	
14.37	819	K ₁₂	2.13	0 0 0 0 1 7	8	То же.
14.44	832	Зв.	1.55	0 0 0 0 4 13	18	
14.51	827	Св.	2.10	0 0 0 0 3 8	11	
14.58	820	K ₁₂	1.50	0 0 0 1 1 5	7	

Опыт 418. 27. III 1951 г. (испытание), Моржик.

13.52	821	K ₁₂	2.09	0 0 0 0 4 13	17	Перед началом действия касалки установочная реакция на звонок.
13.59	822	K ₁₂	2.28	0 0 0 0 1 8	9	
14.06	823	K ₁₂	2.28	0 0 0 0 1 8	9	Скосил глаза в сторону касалки, а затем лампы.
14.13	824	K ₁₂	2.11	0 0 0 0 6 10	16	Дремлет. В интервалах обнюхал и лизнул лампу.
14.20	825	K ₁₂	2.22	0 0 0 0 1 9	10	Установка на звонок.
14.27	826	K ₁₂	2.32	0 0 0 0 0 7	7	При первом касании взглянул на касалку.

дражитель на все
вели стереотип за
сказанного приводи
у Моржика после
рефлексов на систе
ражены установочн
системы. Каждое пр
до двигательной пин
Особенно характерн
ный условный раздр
ло действия звонка
сторону звонка, кра
вища и скуление. П
тель (звонок) и на
ными движениями.
мясо-сахарного пор
следующий условны
перед его глазами.
мере приближения
чаще и чаще погля

Как видно из г
418), в коре полуш
сирована система
произведена при з
но-механическим р
величины условно
мы, но и соотнош
нием во времени.

В опыте с восст
двух опытах имело
пищевых реакций
по-видимому, глав
ровочной реакцией
опыта, как обычно
редка облизывало
вызвало мгновенн
рону прикрепленн
этом Моржик шир
двигательной реак
торможена и на в
сто светового разд
ну касалки, а зат
касалки на ее об
вначале появилась
Моржик обнюхал
применения четве
вновь возникла у

дражитель на всех местах системы раздражителей, воспроизвели стереотип запаздывающих рефлексов. Для иллюстрации сказанного приводим протоколы этих опытов.

У Моржика после выработки и упрочения запаздывающих рефлексов на систему условных раздражителей были четко выражены установочные реакции на последующий раздражитель системы. Каждое применение условного раздражителя вызывало двигательно-пищевую реакцию на раздражитель — кормушку. Особенно характерными были реакции на звонок, как на сильный условный раздражитель нашей системы. У Моржика начало действия звонка всегда вызывало резкий поворот головы в сторону звонка, кратковременное сокращение всех мышц туловища и скуление. Пищевая реакция на условный раздражитель (звонок) и на кормушку часто сопровождалась жевательными движениями. После действия звонка и съедания порции мясо-сухарного порошка Моржик часто один-два раза лизал следующий условный раздражитель — лампу, которая висела перед его глазами. После применения света, в интервале по мере приближения времени применения касалки, собака все чаще и чаще поглядывала в сторону прикрепления касалки.

Как видно из приведенных протоколов опытов (опыты 417, 418), в коре полушарий головного мозга Моржика была зафиксирована система запаздывающих рефлексов и в точности воспроизведена при замене всех раздражителей лишь одним кожно-механическим раздражителем. Воспроизведены не только величины условной секреции адекватно раздражителям системы, но и соотношения между фазой торможения и возбуждением во времени.

В опыте с воспроизведением стереотипа и в последующих двух опытах имело место изменение установочно-двигательных пищевых реакций на условные раздражители. Эти изменения, по-видимому, главным образом были обусловлены ориентировочной реакцией на изменение стереотипа. Перед началом опыта, как обычно, Моржик поглядывал в сторону звонка, изредка облизывался, но первое прикосновение касалки к коже вызвало мгновенный и кратковременный поворот головы в сторону прикрепления касалки, а затем в сторону звонка. При этом Моржик широко открыл глаза и насторожился. Обычной двигательной реакции на звонок не последовало. Она была заторможена и на второе применение касалки (примененной вместо светового раздражителя) Моржик повернул голову в сторону касалки, а затем в сторону лампы. При третьем применении касалки на ее обычном месте в системе раздражителей у него вначале появилась сонливость, но после еды она рассеялась, и Моржик обнюхал и лизнул лампу. При приближении времени применения четвертого раздражения (место звонка) у собаки вновь возникла установочная реакция на звонок. Однако при

действии касалки Моржик посмотрел сначала в ее сторону, затем на звонок, т. е. обычной реакции на звонок не последовало. Пятое применение касалки (место света) вызывало движение головы и глаз в сторону касалки, затем в сторону лампы (эти двигательные реакции теперь были менее энергичными, чем в первой половине опыта).

В первом опыте, после испытания на воспроизведение стереотипа, на первое применение звонка Моржик взглянул на звонок, затем с настороженностью несколько раз посмотрел в сторону касалки. Обычная двигательная реакция на звонок последовала лишь спустя 1 минуту 10 секунд. При применении света Моржик через 15 сек. взглянул на лампу, а затем — в сторону прикрепления касалки. На второе применение раздражителей двигательнo-установочные реакции были адекватными условным раздражителям системы.

Произведенная впоследствии замена системы условных раздражителей световым или звуковым раздражителем не привела к воспроизведению выработанной системы запаздывающих рефлексов (П. Д. Харченко, 1954). «Сшибка» нервных процессов вызвала кратковременное и непродолжительное нарушение течения условных рефлексов.

Данные испытаний силы, подвижности и уравновешенности нервных процессов дают основание отнести Моржика к сангвиническому типу нервной системы.

Рябко — дворняга, кобель, вес 12 кг. Очень боязлив, с выраженной пассивно-оборонительной реакцией. Условные рефлексy выработывались с трудом. Быстро развилась сонливость. После первого применения условного раздражителя Рябко обвисал в лямках и засыпал. По поведению во внелабораторной и лабораторной обстановке, по результатам некоторых проб (суточное голодание, уменьшение рациона, введение брома, кофеина и фенамина, кальция), а также и по характеру выработки условных рефлексов Рябко нами был отнесен к слабому типу нервной системы.

Фок — дворняга, кобель, вес 16 кг. Пассивно-оборонительной реакцией не обладал. Лабораторную обстановку освоил быстро. Условные рефлексy появились быстро, а с 20 сочетания стали постоянными. Дифференцировка выработалась быстро и была прочной. Внешние раздражители (доносящиеся звуки, лай собак, присутствие студентов и т. д.) не оказывали влияния на течение рефлексов. Типичные запаздывающие рефлексy на систему раздражителей с отставлением подкрепления на 3 минуты не выработались. По поведению, по результатам проведения некоторых проб Фок был отнесен к сильной вариации слабого типа.

Бобр — кобель, помесь охотничьей и дворняги, вес 23 кг. Очень сильный и подвижный пес. Охотно и быстро «знако-

мился» с людьми, животными, был игрив, навязчив. Пассивно-оборонительная реакция отсутствовала. Ел всегда очень жадно. Лабораторную обстановку освоил быстро. Уже после двух кормлений на станке прыгал на него охотно, искал еду, царапал крышку кормушки, совал лапу в отверстие, откуда обычно появлялась кормушка. В марте 1950 г. начались опыты по выработке системы запаздывающих условных рефлексов при отставлении подкрепления на 3 минуты. Опыты проводились в комнате, изолированной от экспериментатора и пульта управления. В первые дни опытов Бобр находился в состоянии сильного двигательного-пищевого возбуждения: срывал лямки, баллончик, грыз зубами и царапал лапами щит кормушки. Кормушку начал поворачивать лапой. Все это сопровождалось необычайно сильным слюноотделением. Пришлось ограничить движения передних и задних конечностей. На второй день во время опыта, после невероятных усилий достать лапами кормушку, он повис на лямках и уснул. В последующие дни был сонлив. Бобр дремал в интервале и во время действия условных раздражителей, просыпаясь лишь на стук кормушки. Все наши попытки вывести Бобра из сонного состояния не увенчались успехом. Тогда было решено вести опыты в присутствии экспериментатора. В первые опытные дни снова появилась сильная двигательноподпитовая реакция. По мере проведения опытов двигательные реакции ослабели и, наконец, Бобр успокоился. Общее возбуждение в виде двигательноподпитовых реакций проявлялось лишь в период подготовки к опыту (наложение лямок, прикрепление слюнного баллончика и т. д.). В интервалах между применением условных раздражителей был спокоен, лишь изредка поворачивался к кормушке или пытался сесть. Типичные запаздывающие рефлексы на систему раздражителей вырабатывались медленно. Отставленный на 30 сек. условный рефлекс на М-120 появился на третьем сочетании, упрочился с 10—13 сочетания. Дифференцировка на М-60 стала прочной с третьего применения раздражителя.

Суточное голодание вызвало растормаживание запаздывания и резкое усиление фазы возбуждения рефлекса. Суммарная величина условного эффекта увеличивалась в 2—3 раза. Ниже приводим протоколы опытов по испытанию влияния различных доз кофеина.

Результаты испытаний влияния различных доз кофеина приведены в таблице 2.

Опыт от 2. XI 1955 г. Бобр (перед испытанием)

Время применения раздражителя час., мин.	Условный раздражитель	Период запаздывания мин., сек.	Величина условного эффекта ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5
9.50	Зв.	2.31	0 0 0 0 3 17	20
9.57	Св.	2.21	0 0 0 0 2 8	10
10.04	K ₁₂	1.34	0 0 1 2 12	15
10.11	M-120	0.07	1 1	2
10.16	M-60	—	0 0	0
10.21	M-120	0.16	0 5	5

Опыт от 3. XI 1955 г. Бобр (в день испытания)

За 30 мин. до опыта дан кофеин (0,3 г на 50 мл воды + 50 мл молока)

10.14	Зв.	0.46	0 4 10 15 21 25	75
10.21	Св.	0.38	0 2 1 7 12 13	35
10.28	K ₁₂	0.36	0 1 6 10 11 13	41
10.35	M-120	0.04	6 10	16
10.40	M-60	—	0 0	0
10.45	M-120	0.06	5 10	15

Опыт от 4. XI 1955 г. Бобр (первый день после испытания)

9.50	Зв.	1.35	0 0 0 12 17 20	49
9.57	Св.	1.53	0 0 0 3 2 11	16
10.04	K ₁₂	2.09	0 0 0 0 7 17	24
10.11	M-120	0.18	0 5	5
10.16	M-60	—	0 0	0
10.21	M-120	0.10	2 8	10

Опыт от 6. XII 1955 г. Бобр (перед испытанием)

9.45	Зв.	2.23	0 0 0 0 9 17	26
9.52	Св.	2.20	0 0 0 0 1 11	12
9.59	K ₁₂	2.32	0 0 0 0 0 7	7
10.06	M-120	0.21	0 5	5
10.11	M-60	—	0 0	0
10.16	M-120	0.17	0 8	8

Опыт от 7. XII 1955 г. Бобр (в день испытания)

За 30 мин. до опыта дано регос 0,3 г кофеина на 50 мл воды и 50 мл молока

10.20	Зв.	1.20	0 0 2 7 12 15	36
10.27	Св.	1.18	0 0 1 5 8 12	26
10.34	K ₁₂	1.07	0 0 4 7 6 6	23
10.41	M-120	0.06	5 7	12
10.46	M-60	—	0 0	0
10.51	M-120	0.12	1 7	8

1	2	3	4	5
---	---	---	---	---

Опыт от 8. XII 1955 г. Бобр (первый день после испытания)

9.35	Зв.	2.37	0 0 0 0 0 12	12
9.42	Св.	2.41	0 0 0 0 0 7	7
9.49	K ₁₂	2.26	0 0 0 0 1 8	9
9.56	M-120	0.19	0 5	5
10.01	M-60	—	0 0	0
10.06	M-120	0.10	3 7	10

Опыт от 16. XI 1955 г. Бобр (перед испытанием)

9.45	Зв.	1.43	0 0 0 4 10 15	29
9.52	Св.	2.12	0 0 0 0 2 8	10
9.59	K ₁₂	2.29	0 0 0 0 1 12	13
10.06	M-120	0.13	1 8	9
10.11	M-60	—	0 0	0
10.16	M-120	0.12	1 9	10

Опыт от 17. XI 1955 г. Бобр (в день испытания)

За 30 мин. до опыта даны per os 0,6 г кофеина на 50 мл воды и 50 мл молока

10.10	Зв.	0.26	2 4 5 10 16 28	65
10.17	Св.	1.10	0 0 1 2 7 14	23
10.24	K ₁₂	1.09	0 0 4 9 8 11	32
10.31	M-120	0.12	1 9	10
10.36	M-60	—	0 0	0
10.41	M-120	0.10	2 9	11

Опыт от 18. XI 1955 г. Бобр (первый день после испытания)

9.45	Зв.	1.41	0 0 0 2 5 20	27
9.52	Св.	1.52	0 0 0 2 2 8	12
9.59	K ₁₂	1.32	0 0 0 4 3 9	16
10.06	M-120	0.10	3 8	11
10.11	M-60	—	0 0	0
10.16	M-120	0.12	2 8	10

Опыт от 22. XI 1955 г. Бобр (перед испытанием)

9.45	Зв.	2.00	0 0 0 0 6 16	22
9.52	Св.	2.12	0 0 0 0 2 11	13
9.59	K ₁₂	2.07	0 0 0 0 4 4	8
10.06	M-120	0.13	1 3	4
10.11	M-60	—	0 0	0
10.16	M-120	0.17	0 6	6

Опыт от 23. XI 1955 г. Бобр (в день испытания)

За 30 мин. до опыта даны per os 1,0 г кофеина на 50 мл воды и 50 мл молока

10.00	Зв.	0.08	2 1 1 3 13 22	42
10.02	Св.	0.33	0 2 1 1 4 16	24
10.14	K ₁₂	1.45	0 0 0 3 12 10	25
10.21	M-120	0.07	3 7	10
10.26	M-60	—	0 0	0
10.31	M-120	0.20	0 8	8

1	2	3	4	5
Опыт от 24. XI 1955 г. Бобр (первый день после испытания)				
9.50	Зв.	1.40	0 0 0 6 15 14	35
9.57	Св.	1.44	0 0 0 1 4 8	13
10.04	K ₁₂	2.00	0 0 0 0 5 7	12
10.11	M-120	0.06	6 8	14
10.16	M-60	0.04	3 4	7
10.21	M-120	0.06	3 10	13

Примечание: M-120 — положительный, M-60 — тормозный раздражитель. Отставление 30 сек. Регистрация слюноотделения на M-120 и M-60 за каждые 15 сек.

Таблица 2
Величина условных рефлексов у Бобра
при приеме различных доз кофеина

Условный раздражитель	Время изолирован. дейст. раздражит. в сек.	Величина условного эффекта ■ капля слюны до и после приема различных доз кофеина					
		До приема	В день приема 0,3	До приема	В день приема 0,6	До приема	В день приема 1,0
Звонок	180	20	75 (375%)	29	65 (231%)	22	42 (191%)
Свет	180	26	36 (164%)	10	23 (270%)	13	24 (185%)
Касалка	180	10	35 (350%)	13	32 (246%)	8	25 (312%)
M-120	30	12	26 (217%)	9	10 (111%)	4	10 (250%)
M-60	30	15	41 (273%)	0	0	0	0
M-120	30	7	23 (328%)	10	11 (110%)	6	8 (133%)
		2	16 (800%)				
		5	12 (240%)				
		0	0 —				
		0	0 —				
		5	15 (300%)				
		8	8 (100%)				
		52	182 (331%)	71	147 (207%)	53	109 (206%)
		57	105 (184%)				

Примечание: 1) второе испытание дозы 0,3 было проведено через 13 дней после приема дозы 1,0; 2) цифры в скобках — процент увеличения условного эффекта после приема соответствующей дозы кофеина.

Во всех случаях имело место резкое увеличение условного эффекта на все применяемые раздражители. Увеличение условного слюноотделения происходило как за счет растормаживания запаздывания, так и за счет усиления фазы возбуждения рефлекса.

Растормаживание запаздывания очень резко выступило после приема 0,6 и 1,0 кофеина. После первого приема 0,3 кофеина увеличение условных рефлексов наблюдалось и ■ последние 2 опытных дня.

В этих же опытах
френцирование
удлинение време
до 5 минут не вызва
ровки. Переделка п
(M-120) в тормозн
ный произошла на
менения установи.

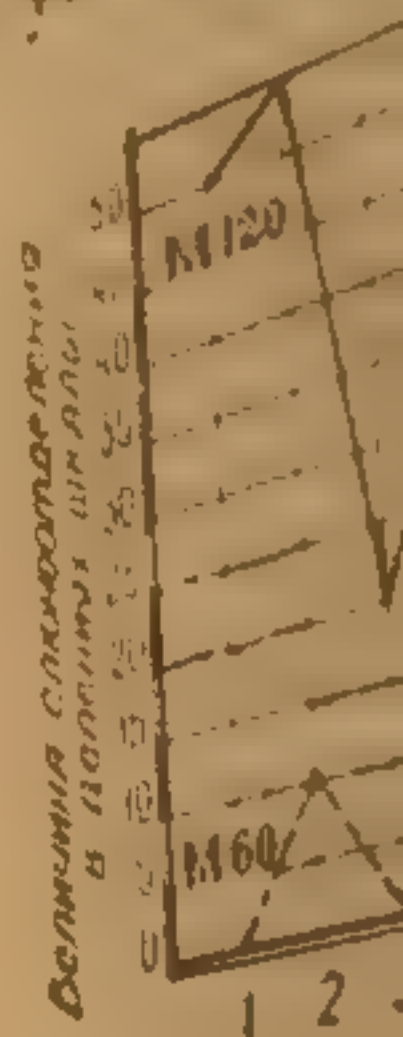


Рис. 2.

Изменение порогов слюноотделения при приеме различных доз кофеина. Влияние кофеина на слюноотделение у Бобра.

На основании 6 лет, испытания уравновешенности подвижного типа возбуждения.

Букет — кобелю попал в возмущенно-оборонительную обстановку. В начале опыта был часто недоедал пищу. Внешние раздражители вызвали реакцию. Долго работала система рефлексов. Постепенно колебания до нуля. Отставление постепенно запаздывающие длительной практикой.

В этих же опытах испытания различных доз кофеина дифференцировочное торможение не растормаживалось.

Удлинение времени действия дифференцировочного агента до 5 минут не вызвало у Бобра растормаживания дифференцировки. Переделка положительного условного раздражителя (М-120) в тормозной, а тормозного (М-60) в положительный произошла на 11-м применении, однако лишь с 27-го применения установилась прочная переделка рефлексов (см. рис. 2).

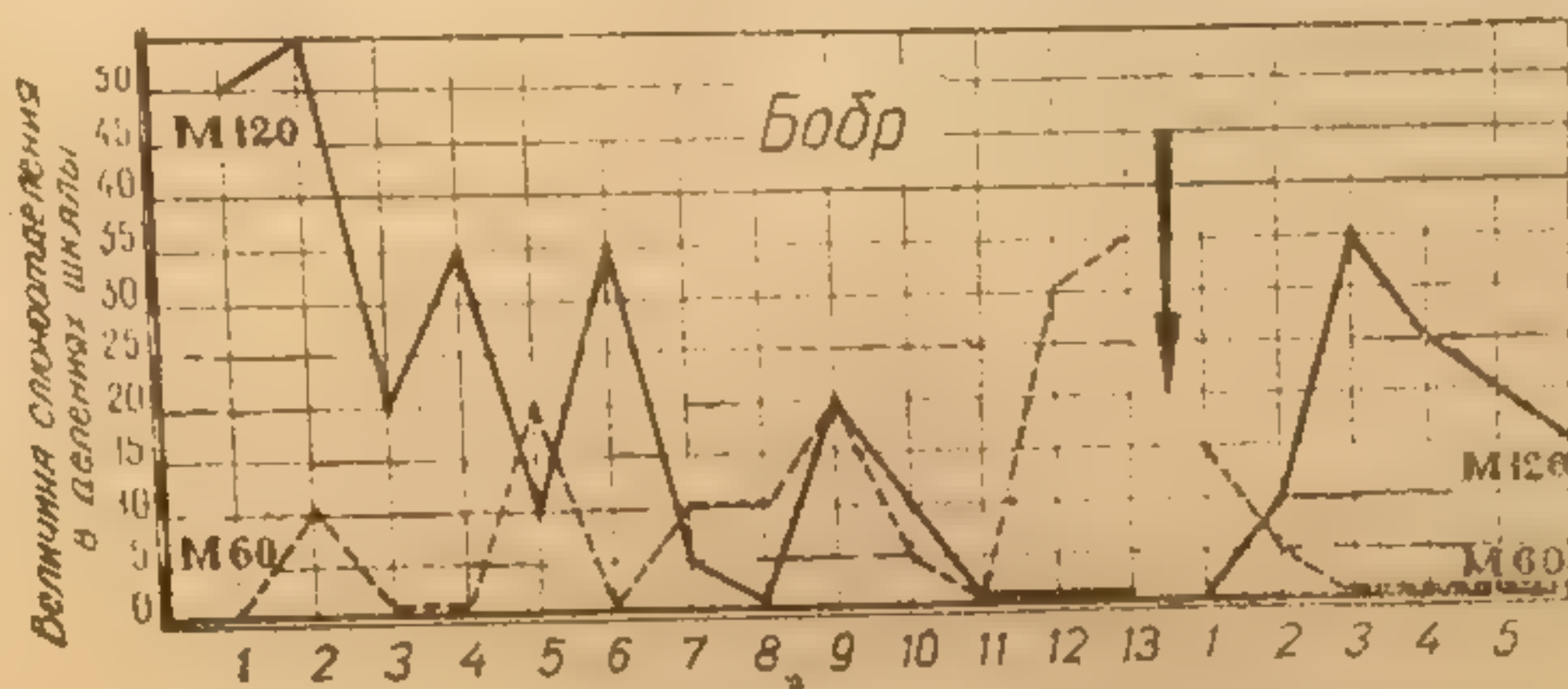


Рис. 2. Ход переделки рефлексов у Бобра.

Изменение порядка применения раздражителей не вело к нарушению течения условных рефлексов. Замена системы раздражителей многократным применением одного из раздражителей системы не привела к воспроизведению стереотипа. «Сшибка» нервных процессов не вызвала нарушений высшей нервной деятельности Бобра.

На основании наблюдения за Бобром на протяжении более 6 лет, испытания силы его нервных процессов, подвижности и уравновешенности их мы отнесли Бобра к собакам сильного подвижного типа нервной системы с преобладанием процесса возбуждения.

Букет — кобель, помесь дворняги с породистой. В лабораторию попал в возрасте около года. Обладал выраженной пассивно-оборонительной реакцией на новую обстановку. С лабораторной обстановкой освоился сравнительно медленно. На станок начал прыгать после 7—8-го подкрепления. На станке в начале опыта был неспокоен, часто скулил и лаял. Ел не жадно, часто недоедал порцию мясо-сухарного порошка. Малейшие внешние раздражители вызывали кратковременную ориентировочную реакцию. В декабре 1949 г. были начаты опыты по выработке системы отставленных на полторы минуты условных рефлексов. Долгое время рефлекс были низкими, величина их постепенно колебалась с нарушением «закона силы» и часто снижалась до нуля. После упрочения отставленных рефлексов отставление постепенно было доведено до 3-х минут. Типичные запаздывающие рефлекс были выработаны с трудом. После длительной практики запаздывающих рефлексов выработка от-

ставленных на 30 секунд рефлексов происходила быстро. Положительный рефлекс на М-120 появился на втором сочетании, стал прочным с 5-го сочетания. Дифференцировка на М-60 стала более или менее прочной с 7-го применения. Суточное голодание вызывало незначительное растормаживание и усиление суммарного эффекта условных рефлексов. Различные дозы кофеина, вводимые per os за 30—35 минут до опыта, дали следующий результат (см. табл. 3).

Таблица 3
Величина условных рефлексов у Букета
при приеме различных доз кофеина

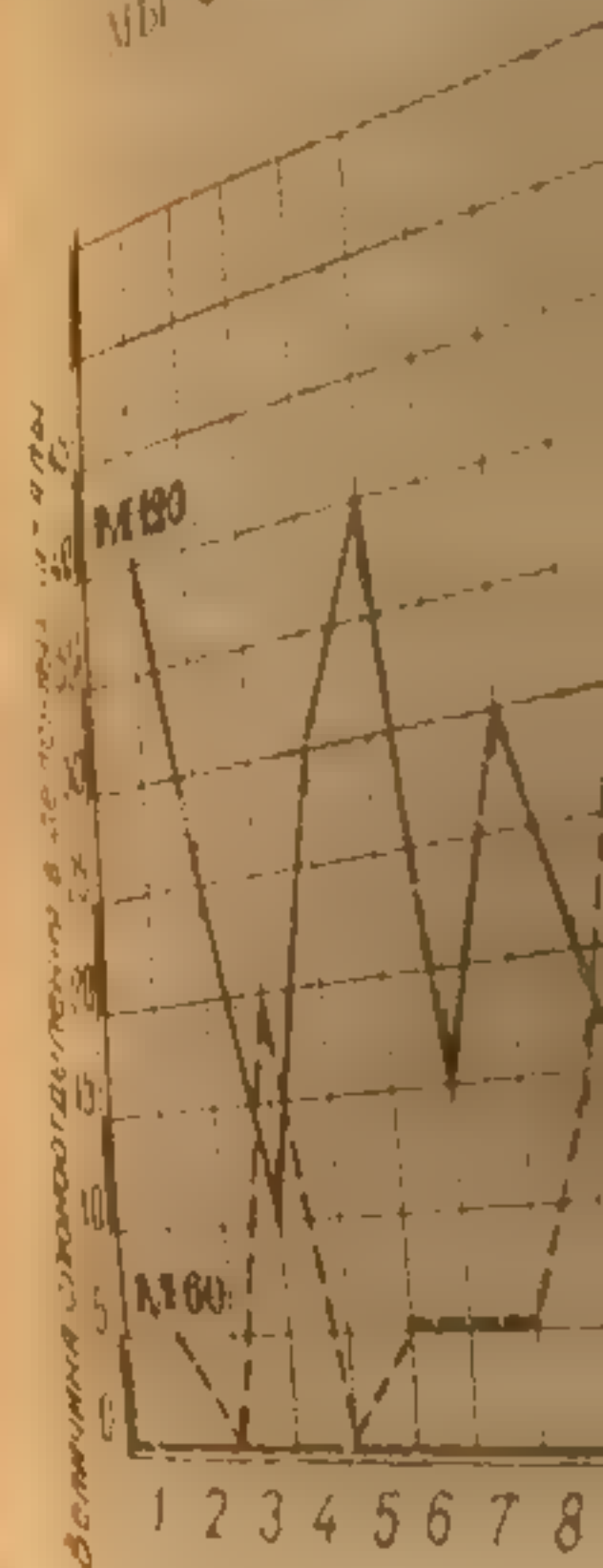
Условный раздражитель	Время изолирован. дейст. раздражит. в сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны до и после приема различных доз кофеина					
		До приема	В день приема 0,3	До приема	В день приема 0,6	До приема	В день приема 1,0
Звонок	180	9	13 (144%)	12	22 (183%)	18	27 (150%)
Свет	180	7	8 (114%)	7	13 (185%)	8	13 (162%)
Касалка	180	8	10 (125%)	5	16 (320%)	10	11 (110%)
М-120	30	4	5 (125%)	3	7 (233%)	6	6 (100%)
М-60	30	0	0 —	0	2 —	0	1 —
М-120	30	6	4 (66%)	3	4 (133%)	6	7 (116%)
		34	40 (118%)	30	62 (207%)	46	64 (133%)

Доза 0,3 кофеина вызвала незначительное усиление условного эффекта. Растормаживание запаздывания и дифференцировки не происходило. Дозы 0,6, 1,0 вызвали резкое растормаживание запаздывания и незначительное растормаживание дифференцировки.

Удлинение дифференцировки до 5 минут вызвало ее растормаживание на 5-й минуте с появлением двигательной и секреторной реакции.

Ход переделки положительного раздражителя (М-120) в тормозной и тормозного (М-60) в положительный представлен на рис. 3.

Тормозной раздражитель очень быстро приобрел положительное действие, положительный раздражитель приобретал тормозные свойства медленно. Впервые он не вызвал положительной реакции на 17 применении. С 25-го неподкрепления все чаще и чаще отсутствовал положительный эффект. С 50-го применения переделка сигнальных значений условных раздражителей стала прочной. Обратная переделка, т. е. восстановление прежних сигнальных значений раздражителей не вызывало резких нарушений в течении условных рефлексов. При-



Барс — коб
быстро. Пассив
положительные,
на звуковой, с
работались с
дифференциро
сту. Отставлен
После длител
ния с процесс
стала быть аб
200% эффекта
вало незначит
на все условн
действия на в
чительное ум
ние времени
минут не выз
ределки поло
мозного (К—

менение одного из раздражителей на всех местах системы не привело к воспроизведению стереотипа. Переделка запаздывающих условных рефлексов в совпадающие произошла значительно быстрее, нежели восстановление запаздывающих рефлексов. «Сшибка» нервных процессов вызвала растормаживание запаздывания, некоторое увеличение рефлексов с нарушением закона силовых отношений, однако эти нарушения были непродолжительными. Все эти данные дают основание отнести Букета к собакам сильного неуравновешенного типа нервной системы с преобладанием процесса возбуждения (холерик).

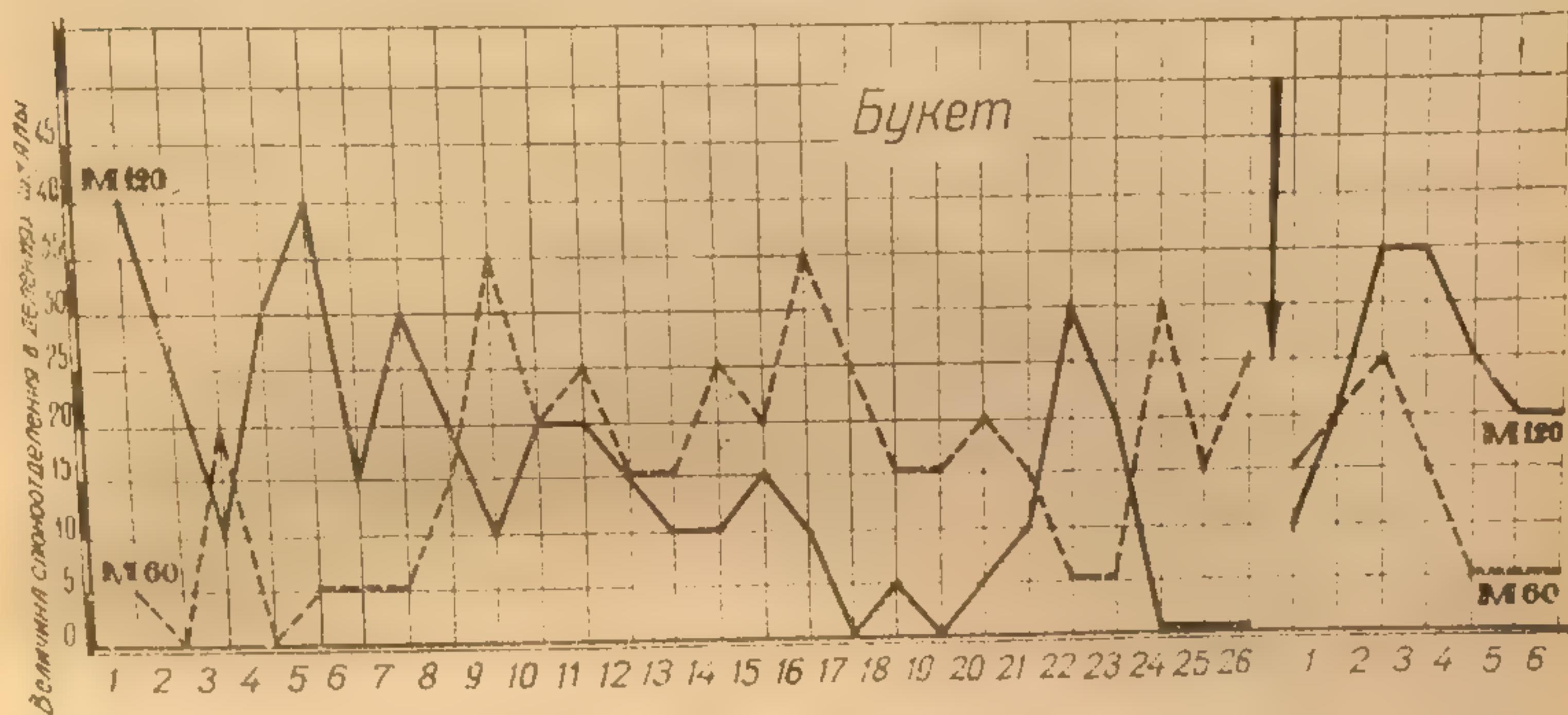


Рис. 3. Ход переделки рефлексов у Букета.

Барс — кобель, дворняга. Лабораторную обстановку освоил быстро. Пассивно-оборонительная реакция отсутствовала. Положительные, отставленные на 30 секунд условные рефлексы на звуковой, световой и кожно-механический раздражители выработались с 9—15 сочетания. Более медленно вырабатывалась дифференцировка на кожно-механическое раздражение по месту. Отставленные рефлексы практиковались более трех лет. После длительных и частых столкновений процесса торможения с процессом возбуждения дифференцировка у Барса перестала быть абсолютной, ее величина колебалась в пределах 10—20% эффекта положительной пары. Суточное голодание вызвало незначительное повышение величины условного эффекта на все условные раздражители. Кофеин в дозе 0,3 не оказал действия на величину рефлексов, в дозе 0,6 и 1,0 вызвал незначительное уменьшение величины условных рефлексов. Удлинение времени действия дифференцировочного раздражителя до 5 минут не вызвало растормаживания дифференцировки. Ход переделки положительного рефлекса (К+) и тормозной, а тормозного (К—) в положительный показан на рисунке 4.

ГЛАВА VII

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЗАПАЗДЫВАЮЩИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ИХ ВЫРАБОТКИ

Специально вопросу изучения выработки запаздывающих рефлексов посвящено лишь две работы — работа И. В. Завадского (1908) и работа С. И. Потехина (1911). После их исследования и опубликования работ прошло около 50-ти лет. За это время появились небольшие исследования ряда авторов, упомянутые нами в литературном обзоре (стр. 7—23), которые значительно дополнили данные Завадского и Потехина. Однако, некоторые вопросы остались недостаточно изученными. Так, например: 1) вопрос о характере выработки запаздывающего условного рефлекса у животных разного типа нервной системы; 2) нет полных и достоверных данных о зависимости скорости выработки запаздывающих рефлексов от силы условных раздражителей; 3) недостаточно исследованы различные приемы выработки запаздывающих рефлексов и др.

Наши исследования, проведенные на собаках, у которых ранее не практиковались какие-либо искусственные условные рефлексy, частично восполняют эти пробелы в исследовании запаздывающих рефлексов.

1. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Скифа

Через 36 опытных дней у Скифа началась сильная тепловая одышка, которая маскировала истинный характер образования и течения запаздывающих условных рефлексов. Одышка продолжалась около 5 месяцев и исчезла в сентябре в связи с похолоданием. С 22 сентября 1948 г. после 63-дневного летнего перерыва снова начали ежедневно проводить опыты. Всего было проведено 170 опытов, которые можно разделить на три серии. Первая серия опытов (1-36) — до начала одышки у Скифа; вторая серия (37-110) — период одышки и третья серия (III-170) — после летнего перерыва.

За время этих опытов звонок был применен 338 раз, свет — 339 и касалка — 329. Рассмотрим первую серию опытов.

Слюноотделение на звуковой условный раздражитель впервые появилось на пятом сочетании (опыт № 3). На световой и кожно-механический раздражитель слюнный условный эффект появился на 8—9 сочетании. В начале опытов слюноотделительная реакция на условные раздражители была незначительна и непостоянна. Однако по мере проведения опытов величина слюноотделительного эффекта возрастала. Кроме того, количество выделяемой слюны было неодинаково за каждую минуту изолированного действия условных раздражителей. Так, из 73 применений звонка в 6 случаях слюнный эффект за 1-ю минуту был больше, чем за 2-ю и 3-ю минуты; в 11 случаях он был больше за 2-ю минуту, чем за 1-ю и 3-ю минуты; в 5 случаях условного эффекта за 2-ю минуту не было или он был значительно меньше, чем за 1-ю и 3-ю минуты, тогда как за 1-ю минуту он был больше или меньше, чем за 3-ю минуту; в 13 случаях за время изолированного действия условных раздражителей слюноотделительного эффекта не было или он был незначительным, и, наконец, в 37 случаях количество слюны, выделяемой в течение 3-й минуты, было больше, чем за 1-ю и 2-ю минуты. Такие же колебания величины условного рефлекса были и на световой и кожно-механические раздражители. Из 73 применений света в 6 случаях — слюнный эффект за 1-ю минуту был больше, чем за 2-ю и 3-ю минуты; в 5 случаях — больше за 2-ю минуту, в 6 — за 2-ю минуту он отсутствовал или был меньше, чем за 1-ю и 3-ю минуты; в 20 — рефлекс не проявлялся или величина его была незначительна; в 37 — условный эффект за 3-ю минуту был больше, чем за 1-ю и 2-ю минуты.

Из 66 применений касалки в 6 случаях наблюдался перевес слюнной реакции на 1-й минуте, в 8 — на 2-й минуте, в 5 — на 2-й минуте она была незначительна или отсутствовала вовсе, в 30 условного слюноотделения не было в течение всех трех минут изолированного действия касалки, в 18 — слюнный эффект за 3-ю минуту был выше, чем за 1-ю и 2-ю минуты.

Перевес величины слюнного условного эффекта за 1-ю минуту изолированного действия условных раздражителей наблюдался преимущественно в начальных опытах, далее, по мере проведения опытов, все чаще и чаще имело место увеличение эффекта за 2-ю минуту по сравнению с величиной за 1-ю и 3-ю минуты, затем следовало снижение эффекта за 2-ю минуту, понижение его за 1-ю и 3-ю минуты, т. е. явный перевес тормозного процесса, ведущий к резкому снижению условного эффекта, до полного исчезновения рефлекса. После этого снова наступало нарастание возбуждения, слюнный условный эффект возрастал, причем, как правило, максимум слюноотделения падал на 3-ю минуту, т. е. к началу присоединения пищевого

раздражителя. Таким
в сторону перевеса то
установилось более на
жения и возбуждения.
На основании этого
эффекта можно разл
дывающего условного
Первая фаза — не
но больше, чем за 2-ю
Вторая фаза — с
за 1-ю и за 3-ю или
Третья фаза — с
незначительно, слюни
меньше, чем за 3-ю.
Четвертая фаза —
он незначителен.
Пятая фаза — с
за 1-ю и за 2-ю мину
Шестая фаза —
чителен, количество
3-ю минуту больше,
вание настоящего
ствии условного ра
выделяется, во 2-ю
симум слюноотделе
Количественное
а также превалиро
вании з. у. р. зави
боль, предваритель
опытом начало усло
ше и больше отодв
дражителя к момент
раздражителя и, н
расстоянии от него
ния и возбуждения
Из рис. 5 видно
меньше на светово
дражитель. Условн
кожно-механически
чем на звуковой.
Вторая серия о
1948 г. (оп. 37-110)
шая тепловая оды
единилось еще во
никало обильное
опытах, несмотря
нуты, слюнный эф

раздражителя. Таким образом, после нескольких колебаний то в сторону перевеса торможения, то ■ сторону возбуждения установилось более или менее постоянное соотношение торможения и возбуждения.

На основании количественного учета условного слюнного эффекта можно различить следующие фазы образования запаздывающего условного рефлекса у Скифа.

Первая фаза — небольшое слюноотделение за 1-ю минуту, но больше, чем за 2-ю и за 3-ю минуты.

Вторая фаза — слюноотделение за 2-ю минуту больше, чем за 1-ю и за 3-ю или равно 3-й.

Третья фаза — слюноотделения за 2-ю минуту нет или оно незначительно, слюнный эффект за 1-ю минуту больше или меньше, чем за 3-ю.

Четвертая фаза — слюноотделительного эффекта нет или он незначителен.

Пятая фаза — слюноотделение за 3-ю минуту больше, чем за 1-ю и за 2-ю минуты.

Шестая фаза — за 1-ю минуту эффекта нет или он незначителен, количество же слюны за 2-ю минуту равно 3-й или за 3-ю минуту больше, чем за 2-ю. И, наконец, наступает образование настоящего запаздывающего рефлекса, когда при действии условного раздражителя за 1-ю минуту слюна совсем не выделяется, во 2-ю минуту ее тоже нет или очень мало, а максимум слюноотделения падает на 3-ю минуту (см. рис. 5).

Количественное колебание условнорефлекторного эффекта, а также превалирование то одной, то другой фазы при образовании з. у. р. зависит от общего состояния животного (голод, боль, предварительная прогулка и т. д.). Однако, с каждым опытом начало условнорефлекторного слюноотделения все больше и больше отодвигается от начала действия условного раздражителя к моменту присоединения безусловного пищевого раздражителя и, наконец, останавливается на определенном расстоянии от него, когда наступает сбалансирование торможения и возбуждения.

Из рис. 5 видно, что величина рефлекса больше на звуковой, меньше на световой и еще меньше на кожно-механический раздражитель. Условный положительный эффект на световой и кожно-механический раздражитель снижался до нуля чаще, чем на звуковой.

Вторая серия опытов проведена с 10 апреля по 19 июля 1948 г. (оп. 37-110), когда у Скифа почти ежедневно была большая тепловая одышка. К возбуждению пищевого центра присоединилось еще возбуждение теплового центра. При этом возникло обильное и непрерывное слюноотделение, но и в этих опытах, несмотря на обильное слюноотделение в 1-ю ■ 2-ю минуты, слюнный эффект на 3-й минуте ■ большинстве случаев

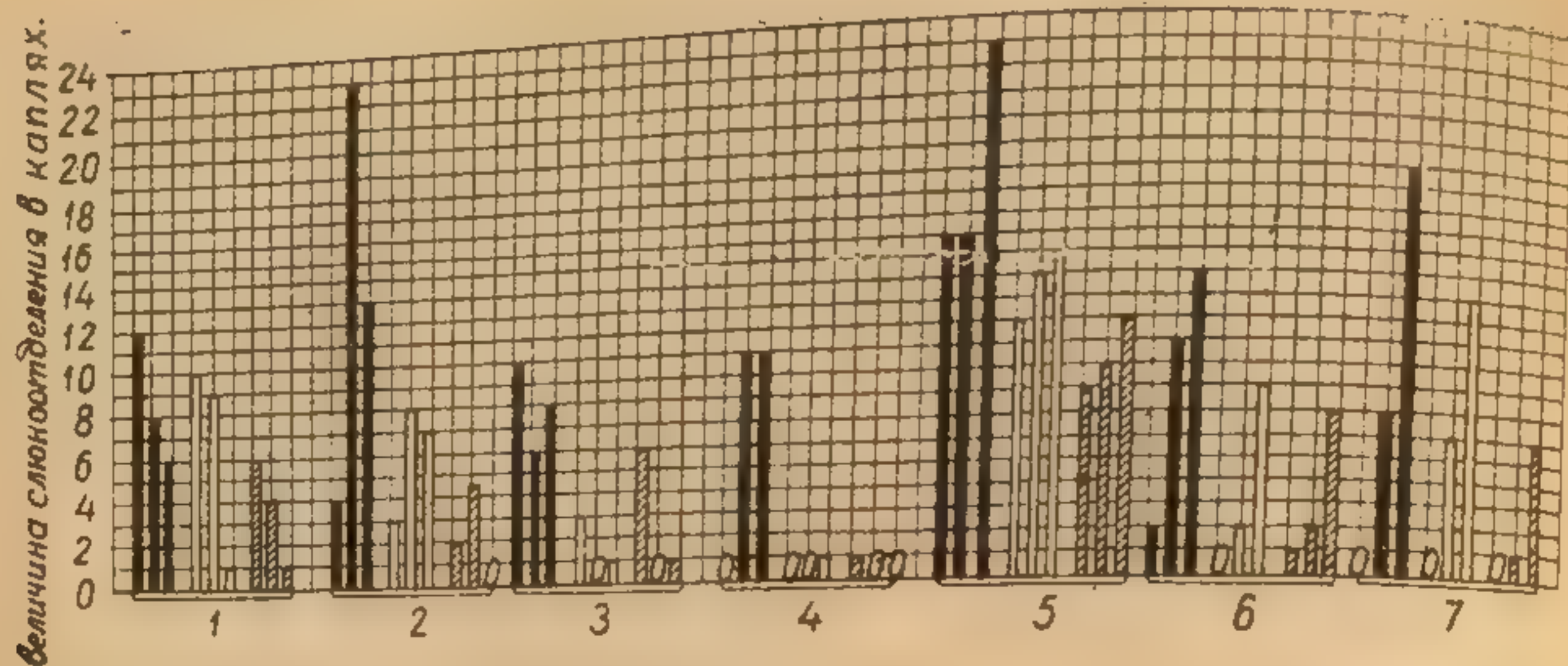


Рис. 5. Ход выработки запаздывающих пищевых условных рефлексов у Скифа на звонок (черные столбики), свет (светлые столбики), касалку (заштрихованные столбики); 1—7 (на абсциссе) — фазы образования запаздывающих рефлексов; цифры на ординате — величина рефлексов в каплях слюны.

был максимальным (иногда слюна вытекала фонтаном). Приведем несколько протоколов опытов из этого периода работы.

Опыт 37 от 10 IV. 1948 г.

Время применения раздр. час., м.	Условный раздраж.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.42	75	Зв.	— 4	15 16 13 15 15 17	91	I, II	Сильная одышка, возбужденный, вертится, скулит.
10.51	75	Св.	—14	10 5 8 4 9 14	50	I, II	
11 —	68	K ₁₂	—23	3 6 5 11 6 12	43	I, II	Одышка, скулит, неспокоен.
11.09	76	Зв.	—15	8 10 9 3 8 9	47	I, II	
11.18	76	Св.	—20	3 3 2 2 1 2	13	II	Одышка уменьшилась. Одышка прекратилась на 3-й полминуте.
11.27	69	K ₁₂	2.15	0 0 0 0 3 3	6	II	
							Одышка слабая, периодическая.
							Одышки нет, дремлет до 5-й полминуты.

10.40	81	Зв.	— 5	4
10.49	81	Св.	—10	6
10.58	74	K ₁₂	— 3	5
11.07	82	Зв.	— 7	2
11.16	82	Св.	2.15	6
11.25	75	K ₁₂	—15	1
10.42	93	Зв.	— 7	6
10.51	93	Св.	—20	1
11.00	86	K ₁₂	—15	4
11.09	94	Зв.	— 8	0
11.18	94	Св.	—29	2
11.27	87	K ₁₂	1 5	0
10.49	111	Зв.	—17	
10.58	111	Св.	—23	
11.07	104	K ₁₂	—27	
11.16	112	Зв.	—19	
11.25	112	Св.	—27	
11.34	105	K ₁₂	—26	
10.54	133	Зв.	—18	
11.03	133	Св.	—13	
11.12	126	K ₁₂	—23	

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Опыт 40 от 14. IV 1948 г.

10.40	81	Зв.	— 5	14	9	10	5	8	14	60	I, II	Одышка прекратилась с 3-й полминуты, лежит спокойно.
10.49	81	Св.	—10	9	8	6	10	10	2	45	I, II	То же.
10.58	74	K ₁₂	— 3	5	6	5	3	5	7	31	I, II	То же.
11.07	82	Зв.	— 7	2	3	0	3	2	3	13	I, II	Одышка небольшая, прекратилась в конце 2-й полминуты, дремлет.
11.16	82	Св.	2.17	0	0	0	0	2	2	4	II	Сонлив.
11.25	75	K ₁₂	—15	1	0	0	2	1	1	5	II	Сонлив.

Опыт 46 от 22. IV 1948 г.

10.42	93	Зв.	— 7	6	9	14	15	20	26	90	I, II	Сильная одышка прекратилась на 5-й полминуте; в интервале снова возобновилась.
10.51	93	Св.	—20	1	10	4	9	2	11	37	I, I	
11.00	86	K ₁₂	—15	4	5	6	11	6	9	41	I, II	Одышка, вертится.
11.09	94	Зв.	— 8	6	10	10	11	6	8	51	I, II	То же.
11.18	94	Св.	—29	2	1	0	0	1	0	4	—	Одышки нет, доносится гул мотора.
11.27	87	K ₁₂	1 5	0	0	5	0	0	3	8	II	Одышка на 3-й полминуте.

Опыт 55 от 4. V 1948 г.

10.49	111	Зв.	—17	3	4	10	16	18	24	75	I, II	Одышка небольшая, повернулся к щели в конце 3-й полминуты.
10.58	111	Св.	—23	2	3	6	5	5	6	27	I, II	
11.07	104	K ₁₂	—27	1	0	1	0	1	4	7	I, II	Одышки нет.
11.16	112	Зв.	—19	2	5	7	9	8	10	41	I, II	Вертится, повернулся к щели на 3-й полминуте.
11.25	112	Св.	—27	1	2	3	5	4	6	21	I, II	То же.
11.34	105	K ₁₂	—26	2	5	5	3	2	4	21	I, II	Косит глаза в сторону щели.

Опыт 66 от 20. V 1948 г.

10.54	133	Зв.	—18	2	10	7	9	9	12	49	I, II	Одышка небольшая.
11.03	133	Св.	—13	5	2	3	0	5	6	21	II	Одышка на 1-й минуте.
11.12	126	K ₁₂	—23	3	3	5	2	5	5	23	II	Одышка небольшая, периодическая.

1	2	3	4	5	6	7	8
11.27	134	Зв.	-15	5 6 5 7 3 5	31	II	Одышка
11.30	134	Св.	-56	0 1 2 2 5 2	12	II	Одышки нет.
11.39	127	K ₁₂	-29	1 3 3 2 2 6	17	II	То же.

Опыт 67 от 21. V 1948 г.

10.45	135	Зв.	-12	7 11 7 10 10 13	58	II	Одышка небольшая. Сильная двиг.-пищевая реакция.
10.54	135	Св.	-29	1 3 3 5 7 4	23	II	Одышка небольшая.
11.03	128	K ₁₂	-23	2 3 3 5 3 5	21	II	То же.
11.12	136	Зв.	-18	6 7 3 8 8 6	38	II	Одышка периодическая.
11.21	136	Св.	-29	1 1 1 2 1 2	8		Доносится лай собаки.
11.30	129	K ₁₂	-45	0 3 4 6 6 2	21	II	На 6-й полминуте снова доносится лай собаки.

Опыт 70 от 25. V 1948 г.

10.48	141	Зв.	-13	7 8 6 9 10 13	53	II	На опыте присутствует проф. И. С. Розенталь
11.04	134	K ₁₂	-24	3 5 5 4 3 8	28	II	Одышка, на 5-й и 6-й полминуте двигат.-пищевая реакция нарастает, одышка прекращается.
11.13	142	Зв.	-20	2 1 7 8 5 6	29	II	То же.
11.22	142	Св.	-29	1 4 2 2 0 6	15	II	То же.
11.31	135	K ₁₂	-23	2 3 2 5 5 1	18	II	Одышка периодическая.

Опыт 71 от 26. V 1948 г.

10.47	143	Зв.	-4	8 6 9 10 9 13	55	II	Одышка. С 3-й полминуты прогрессивно нарастает двиг.-пищевая реакция.
10.56	143	Св.	-10	5 6 5 6 6 9	37	II	Одышка прекратилась.

Примечание
баки в сторону раз-
чина с 60 опыта, н
дражителей.

Как видно из пр-
чна рефлекса коле-
лезь, на свет — 4-50
правило, тепловая о-
полностью прекраща-
ного, при этом вели-
концу опыта (см. оп-
чительно снизило е-
рефлекса стали мен-
рефлекса уже колеб-
от 8 до 38 и на кас-
66, 67, 70, 71, 72).
Характерно, что
действия условного
ностью прекратила
вая реакция прогр-
ного раздражителя
и ее прекращение.

1	2	3	4	5	6	7	8
11.06	136	K ₁₂	—23	1 3 6 6 3 6	25	II	Одышка, вертится.
11.14	144	Зв.	—18	3 4 8 3 8 10	36	II	К концу 3-й минуты одышка прекращается.
11.23	144	Св.	—29	1 1 4 4 8 5	23	II	Одышка небольшая.
11.32	137	K ₁₂	—25	2 2 4 4 3 4	19	II	Одышка прекратилась на 6-й полминуте.

Опыт 72 от 27. V 1948 г.

10.51	145	Зв.	— 7	7 7 8 5 9 7	43	II	Одышка прекратилась на 3-й полминуте.
11.00	145	Св.	—15	3 8 4 4 6 5	30	II	Одышка, в интервале спокоен.
11.09	138	K ₁₂	—19	2 5 1 2 4 8	22	II	Одышка к концу становится периодической.
11.18	146	Зв.	—12	3 2 2 6 6 6	25	II	Слабая одышка.
11.27	146	Св.	—29	1 1 0 1 3 3	9		Одышка слабая, периодическая.
11.36	139	K ₁₂	188	0 0 0 2 0 2	4	II	Одышки нет. Двигательно-пищевая реакция мимолетная.

Примечание. Условные обозначения: I — пищевая реакция собаки в сторону раздражителя; II — в сторону кормушки, которая, начиная с 60 опыта, наступала на 3—4 полминуте действия условных раздражителей.

Как видно из приведенных данных, в период одышки величина рефлекса колебалась на звонок в пределах 13—90 капель, на свет — 4-50 и на касалку — 5-43 капель слюны. Как правило, тепловая одышка к концу опыта снижалась или даже полностью прекращалась, иногда наступала сонливость животного, при этом величина рефлекса прогрессивно снижалась к концу опыта (см. опыты 37, 40, 46, 55).

Подкармливание собаки перед опытом (с 66-го опыта) значительно снизило ее возбудимость, и колебания в величине рефлекса стали менее значительны: так, на звонок величина рефлекса уже колебалась от 25 до 58 капель слюны; на свет — от 8 до 38 и на касалку — от 4 до 28 капель слюны (см. опыты 66, 67, 70, 71, 72).

Характерно, что одышка к концу времени изолированного действия условного раздражителя уменьшалась или чаще полностью прекращалась. В тех случаях, когда двигательнo-пищевая реакция прогрессивно нарастала к концу действия условного раздражителя, имело место полное подавление одышки и ее прекращение.

Прекращение или снижение интенсивности одышки обычно наступало с 3-й и 4-й полминуты, т. е. перед началом появления двигательной-пищевой реакции, при этом довольно часто наблюдалось снижение величины слюнного эффекта за 2-ую минуту по сравнению с величиной за 1-ю минуту и вновь значительное возрастание слюнного эффекта за 3-ю минуту (см. опыты 37, 40, 66, 72). Это западение рефлекса на 2-й минуте по-видимому является результатом взаимодействия индуцирующих свойств возбуждения двух центров — теплового и пищевого.

Появление и нарастание возбуждения пищевого центра в силу отрицательной индукции подавляет возбуждение теплового центра, одышка уменьшается или даже прекращается, тепловое слюноотделение снижается и появляется условно-пищевое слюноотделение, т. е. происходит переключение теплового слюноотделения на пищевое.

В других случаях, при меньшей возбудимости центров, такого западения рефлекса на 2-й минуте мы не наблюдали, тепловое слюноотделение как бы суммировалось с пищевым.

В дни похолодания, при снижении температуры воздуха в рабочей комнате, одышка у Скифа не наступала, и рефлекс имел правильный запаздывающий характер.

Н. Ф. Парфенов (1905—1906) впервые исследовал теплорегуляторное слюноотделение. Им было показано, что качество тепловой слюны резко отличается от качества слюны, выделяемой на пищевые раздражители. Действительно, слюна, собранная нами за первые полторы минуты изолированного действия условного раздражителя, в период тепловой одышки, по результатам вискозиметрии, была более жидкая, чем слюна, выделяемая за вторые полторы минуты изолированного действия условного раздражителя, в период пищевого возбуждения и исчезновения тепловой одышки. Несмотря на тепловое беспредельное слюноотделение, максимум его, как это видно из приведенных протоколов опытов и свободной таблицы (см. таблицу 4), был на 3-й минуте изолированного действия условных раздражителей. Так, из 18 применений (9 опытов) средние величины рефлекса были следующие: на звонок за 1-ю минуту 12,7 за лампы — 6,5—7,0—9,7 и касалку — 4,6—7,1—8,7 капли, т. е. имело место несовершенное запаздывание. В целях усиления развития процесса торможения применили бром (ежедневно по 4 г NaBr за 1 ч. — 1 ч. 30 м. до опыта). В первый день опыта после введения брома имело место резкое снижение величины рефлексов (опыт 77).

В следующие два опытных дня величина рефлексов оставалась низкой и к концу опыта на слабые раздражители (свет и касалку) наступало сонливое состояние Скифа. С четвертого опытного дня величина рефлексов снова начала возрастать (оп. 80, 81).

Время применения	Величина рефлекса	Вид раздражителя	Величина рефлекса	Вид раздражителя
10.55	155	Зв.	— 6	
10.58	155	Св.	— 3	
11.03	148	К ₁₂	— 23	
11.12	156	Зв.	— 13	
11.20	156	Св.	— 18	
11.30	149	К ₁₂	— 27	

За 1 ч. 20 м.

Время применения	Величина рефлекса	Вид раздражителя	Величина рефлекса	Вид раздражителя
10.44	161	Зв.	— 4	
10.53	161	Св.	— 17	
11.02	154	К ₁₂	— 24	
11.11	162	Зв.	— 3	
11.20	162	Св.	— 18	
11.24	155	К ₁₂	— 24	

В последующие
здесь, так, за 1
минуту действия
9.3-10, 3-11.3, на

Опыт 77 от 3.VI 1948 г. (первый день приема брома)

Время применения раздр. час, м.	Условный раздраж.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.45	155	Зв.	— 6	6 4 5 1 3 4	23	II	Одышка, беспокоен, вертится.
10.54	155	Св.	— 3	7 1 1 8 3 4	24		Одышка периодическая.
11.03	148	K ₁₂	—23	1 0 0 1 1 5	8	II	Скулит, одышки нет.
11.12	156	Зв.	—13	3 4 3 1 2 5	18	II	Небольшая одышка прекратилась на 3-й полминуте.
11.21	156	Св.	—18	3 1 0 0 0 0	4	—	Одышка прекратилась на 2-й полминуте, сонлив.
11.30	149	K ₁₂	—27	1 1 1 2 0 1	6	—	Изредка скулит.

Опыт 80 от 7.VI 1948 г.

За 1 ч. 20 м. до опыта дано 4 г NaBr (4-й день)

10.44	161	Зв.	— 4	3 7 9 2 11 8	40	II	Одышка. В интервале спокоен.
10.53	161	Св.	—17	2 3 3 3 4 3	18	II	Небольшая одышка, прислушивается к стуку за стенкой.
11.02	154	K ₁₂	—24	1 3 7 4 4 10	29	II	Небольшая одышка прекратилась на 5-й полминуте.
11.11	162	Зв.	— 3	9 7 7 10 6 11	50	II	То же.
11.20	162	Св.	1.18	0 0 4 3 4 7	18	II	Одышки нет.
11.24	155	K ₁₂	—24	2 0 0 2 2 7	13	II	Одышка на 1-й полминуте.

В последующие дни величина рефлексов снова немного снизилась; так, за три опытных дня средняя величина за каждую минуту действия звонка была — 9,6-14, 8-20,0, на свет лампы — 9,3-10, 3-11,3, на касалку — 6,2-7,5-8,5.

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Опыт 81 от 8.VI 1948 г.

За 1 ч. 10 м. до опыта дано 4 г NaBr (5-й день)

10.44	163	Зв.	-14	6	13	14	14	15	16	78	II	Сильная одышка прекратилась на 6-й полминуте.
10.53	163	Св.	-13	3	8	5	5	9	10	40	II	То же.
11.02	156	K ₁₂	-12	2	8	2	9	8	10	38	II	Одышка уменьшилась.
11.11	164	Зв.	-7	8	7	8	8	8	10	49	II	Одышка.
11.20	164	Св.	-11	4	1	4	7	3	5	24	II	Одышка периодическая.
11.29	157	K ₁₂	-29	1	0	0	2	3	5	11	II	Одышки нет.

Опыт 85 от 12. VI. 1948 г. (9-й день бромирования)

10.50	171	Зв.	-9	4	3	3	11	4	8	33	II	Одышка прекратилась на 6-й полминуте.
10.59	171	Св.	-11	3	4	4	6	12	7	36	II	То же.
11.08	164	K ₁₂	-24	2	1	5	3	3	4	18	II	Одышки нет.
11.17	172	Зв.	-13	5	4	8	12	12	8	49	II	Одышка прекратилась на 5-й полминуте.
11.26	172	Св.	-50	0	2	2	2	3	2	11	II	Одышки нет.
11.35	165	K ₁₂	-26	2	2	2	4	1	2	13	—	Небольшая одышка.

После 10 дней бромирования (за это время дано Скифу 40 г NaBr) прекратили применение брома

Опыт 87 от 15. VI 1948 г. (1-й день без брома)

10.45	175	Зв.	-12	2	3	6	6	6	9	32	II	Одышка периодическая.
10.54	175	Св.	-24	1	2	6	10	7	5	31	II	То же.
11.03	167	K ₁₂	-18	4	2	6	4	7	6	29	II	Одышки нет.
11.12	176	Зв.	-19	3	4	8	5	8	8	36	II	Одышка на 1-й минуте, доносится лай собак, прислушивается, одышка прекратилась.
11.21	176	Св.	-26	2	5	3	2	2	2	16	—	Сонлив.
11.30	168	K ₁₂	1.29	0	0	1	2	3	3	10	—	

Опыт 89 от 19. VI 1948 г. (5-й день без брома)

10.43	177	Зв.	-6	5	10	12	18	10	10	65	I, II	На 4-й полминуте одышка прекратилась.
10.52	177	Св.	1.13	0	0	3	5	3	9	20	II	Одышки нет.
11.01	175	K ₁₂	-54	0	1	2	3	3	4	13	II	То же.
11.10	178	Зв.	-24	2	6	7	7	5	5	32	II	Одышка периодическая.
11.19	178	K ₁₂	1.14	0	0	3	4	4	5	16	II	Вместо света была применена касалка.

10.37	183	Зв.	-7	5	5	5	5	5	5	36	II	Одышка прекратилась на 6-й полминуте.
10.46	182	K ₁₂	-10	5	5	5	5	5	5	36	II	То же.
10.55	182	Зв.	-7	5	5	5	5	5	5	36	II	Одышка прекратилась на 6-й полминуте.
11.04	184	Св.	-11	3	3	3	3	3	3	36	II	То же.
11.13	183	K ₁₂	-13	4	4	4	4	4	4	36	II	Одышка прекратилась на 6-й полминуте.
11.21	183	K ₁₂	-13	4	4	4	4	4	4	36	II	То же.

Таким образом, шло интенсивность рефлексов. Однако и возбуждения на фшения введения брссивности одышки, т85, 87, 89, 92). Пос. причем на этот рас10 дней. Результатытов при первом прчительно снизилисьшении слюнного эсдействия условныхусловных рефлексоми: на звонок — 4ку — 1,2-2, 3-3,8 каВ дни похолодаствовала тепловаямаьны или рефлеС прекращениелексов повысилисьопыты были прервВ первый же оменение звонка бна свет появилсяна 5-м (0-0-0-0-1-рефлексов постелеВ последующиусловных рефлекс6 до 28 капель, на9 до 10 капель. Уусловный раздраж

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Опыт 92 от 23. VI 1948 г. (9-й день без брома)

10.37	183	Зв.	— 2	15 15 16 16 18 29	109	II	Очень сильная одышка, тормозится на 5-й полминуте сильной двигат.-пищевой реакцией.
10.46	182	Св.	— 7	5 5 12 18 18 14	72	II	
10.55	182	K ₁₂	—10	5 12 8 6 10 8	49	II	
11.04	184	Зв.	— 7	5 9 8 12 6 13	53	II	Одышка уменьшилась.
11.13	183	Св.	—11	3 3 4 4 5 8	27	II	Одышка прекратилась на 5-й полминуте.
11.21	183	K ₁₂	—13	4 5 2 4 8 6	29	II	То же.

Таким образом, 10-дневное бромирование несколько уменьшило интенсивность одышки и понизило величину условных рефлексов. Однако Скиф не смог сбалансировать торможения и возбуждения на фоне теплового возбуждения. После прекращения введения брома снова наступило нарастание как интенсивности одышки, так и величин условных рефлексов (см. оп. 85, 87, 89, 92). После этого мы вновь применили бромирование, причем на этот раз ежедневно давали 2 г NaBr на протяжении 10 дней. Результаты опытов в основном сходны с данными опытов при первом применении брома. Величины рефлексов значительно снизились, запаздывание выражалось только в уменьшении слюнного эффекта в первую половину изолированного действия условных раздражителей. Так, средние величины условных рефлексов за 10 дней бромирования были следующими: на звонок — 4,9-9,5-12,3, на свет — 3,0-3, 9-4,9; на касалку — 1,2-2, 3-3,8 капли за минуту.

В дни похолодания (снижение температуры, дождь) отсутствовала тепловая одышка, величины рефлексов были минимальны или рефлексы полностью исчезали.

С прекращением введения брома величины условных рефлексов повысились. Через 14 дней после второго бромирования опыты были прерваны на летний период.

В первый же опытный день после перерыва на первое приращение звонка был типичный з. у. р. (0-0-0-2-2-3). Рефлекс на свет появился на 3-м сочетании (0-0-0-0-1-2) и на касалку на 5-м (0-0-0-0-1-1). По мере проведения опытов величины рефлексов постепенно возрастали.

В последующие опытные дни величины запаздывающих условных рефлексов колебались в пределах: на звонок — от 6 до 28 капель, на свет — от 0 до 19 капель и на касалку — от 0 до 10 капель. Характер кривой слюноотделения на каждый условный раздражитель был типичным для з. у. р. При даль-

нейшей практике з. у. р. установились более или менее прочные соотношения торможения и возбуждения во времени. Ниже приводим протокол опыта на 19-ый день работы после перерыва.

Опыт 129 от 13. X 1948 г.

Время применения раздр. час, м.	Условный раздр.		Период запаздыв.	Величина условного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
8.47	259	Зв.	1.15	0 0 1 6 7 11	25	II	Двигательно-пищевая реакция началась с конца 3-й полминуты.
8.56	257	Св.	1.10	0 0 2 4 5 7	18	II	
9.05	249	K ₁₂	1.50	0 0 0 1 2 4	7	II	
9.14	260	Зв.	1.45	0 0 1 2 4 6	12	II	
9.23	258	Св.	2.40	0 0 0 2 3 4	9	II	
9.32	250	K ₁₂	1.50	0 0 0 1 2 4	7	II	

Ниже приводим таблицу средних величин условного эффекта из каждых 10-ти опытов за весь период выработки запаздывающих условных рефлексов (130 опытов).

Из цифровых данных таблицы (см. табл. 4) видно, что уже в первых 10-ти опытах (20-ти сочетаниях) условнорефлекторное слюноотделение у Скифа приобрело нарастающий характер к концу изолированного действия условных раздражителей. Нарастающий характер условной секреции слюны еще более резко проявлялся в последующих опытах (опыты 11-30). Такой характер секреции сохранялся и в период тепловой одышки Скифа. Бром, данный Скифу в опытах 77-86, а затем в опытах 94-103, не оказал существенного влияния на развитие запаздывания. При этом лишь несколько уменьшилась тепловая одышка, снизились величины условного эффекта, нарастающий характер величины условной секреции слюны иногда нарушался, особенно на слабые условные раздражители (свет, касалку).

После 63-дневного перерыва у Скифа рефлексы быстро восстановились и приняли типичный запаздывающий характер.

Быстрое восстановление запаздывающих условных рефлексов после перерыва свидетельствует о том, что довольно длительная их практика на фоне повышенной тепловой возбудимости не прошла даром для Скифа. С исчезновением тепло-

Средняя величина условного рефлекса (20 сочетаний) за 30 сек.

№ опытов от 1 до 3

1-10 3,5 3,7 5,1 5,5
11-20 2,3 2,4 2,4 2,4
21-30 2,9 2,9 2,9 2,9
31-40 6,7 6,7 6,7 6,7

41-50 7,6 12,1 12,1 12,1
51-60 10,4 17,3 17,3 17,3
61-70 11,7 14,0 14,0 14,0
71-80 11,6 11,6 11,6 11,6

81-90 8,8 13,0 13,0 13,0

91-100 8,1 8,0 8,0 8,0

101-110 4,2 6,8 6,8 6,8

111-120 0,0 2,3 2,3 2,3
121-130 0,0 3,2 3,2 3,2

вой одышки не влияло на взаимное развитие рефлексов у Скифа. Эта зависимость величины условного рефлекса от продолжительности действия раздражителя в начале опыта проявлялась на слабые раздражители.

Таблица 4

Средняя величина условного слюнного эффекта в каплях из 10-ти опытов (20 сочетаний) за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя

№ опытов от—до	Звонок			Свет			Касалка			Примечание
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	

С 37-го опыта у Скифа ежедневная одышка.

1—10	3,5	3,7	4,3	1,7	1,2	2,8	0,5	1,3	1,8	
11—20	2,3	5,1	5,3	0,4	0,4	0,9	0,4	0,3	0,3	
21—30	2,9	7,4	9,0	0,8	1,7	2,6	0,2	0,8	1,8	
31—40	6,7	9,4	12,9	2,2	2,5	3,6	2,1	2,9	3,6	

С 77—86 опыта ежедневно дается брома 4 г.

41—50	7,6	12,1	16,2	4,1	3,9	4,5	2,9	5,3	3,8	
51—60	10,4	17,3	21,2	5,6	7,9	9,0	3,3	5,7	6,5	
61—70	11,7	14,0	20,9	6,7	6,5	8,7	5,0	8,3	8,8	
71—80	11,6	11,6	17,0	5,9	5,3	7,9	3,4	4,2	5,7	
81—90	8,8	13,0	14,5	5,5	7,5	8,2	4,7	5,9	6,9	С 87-93 опыта без брома
91—100	8,1	8,0	15,5	4,0	6,4	8,0	3,5	4,7	5,7	С 94-101 опыта ежедневно дается брома 2 г
101—110	4,2	6,8	9,7	3,0	6,2	2,9	2,3	2,1	1,7	

Летний перерыв 63 дня

111—120	0,0	2,3	8,7	0,0	0,2	2,5	0,0	0,5	2,4	
121—130	0,0	3,2	10,4	0,0	1,6	6,0	0,0	0,5	3,1	

вой одышки нервная система Скифа смогла отрегулировать во времени взаимоотношения возбуждения и торможения и дать требуемую «дозу» торможения в начальный период (1,5-2 мин.), а затем развить достаточный по интенсивности процесс возбуждения к концу действия условного раздражителя.

На протяжении всех опытов выработки запаздывающих рефлексов у Скифа очень рельефно выступала зависимость величин условного эффекта от силы условных раздражителей. Эта зависимость была как по величине суммарного, так и по величине условного эффекта за 1,2 или 3-ю минуту изолированного действия условных раздражителей. Нарушение этой закономерности у Скифа мы не наблюдали.

В начале опытов условная секреторная реакция раньше появлялась на более сильный раздражитель (звонок) и позже—на слабые (свет и касалку), а затем пропорционально силе

условных раздражителей происходило нарастание интенсивности условного слюноотделения с развитием запаздывания. После летнего перерыва запаздывающий рефлекс появлялся: на звонок — на 1-м сочетании, на свет — на 3-м; касалку — на 5-м сочетании. Фаза запаздывания была более длительной на слабые раздражители, чем на сильный условный раздражитель.

У Скифа очень характерным было развитие запаздывания двигательного компонента пищевого рефлекса. Уже на первых сочетаниях условных раздражителей у Скифа возникла двигательно-пищевая реакция на условный раздражитель и кормушку. Начало действия раздражителей вызывало поворот головы или глаз в сторону условного раздражителя, а затем в сторону кормушки. Эта двигательная реакция иногда сопровождалась жевательными, глотательными движениями и напряжением всей мускулатуры тела. Условно-двигательная пищевая реакция на условный раздражитель и кормушку почти всегда возникала в первых 40 опытах. Начиная с 40-го опыта все чаще и чаще, особенно на последние применения раздражителей в опыте, двигательная пищевая реакция на условный раздражитель не проявлялась. Двигательно-пищевая реакция на кормушку сохранялась, однако проявлялась не с началом действия раздражителя, а запаздывала на одну или полторы минуты и всегда предшествовала секреторной условной реакции. Начиная с 60-го опыта развилось стойкое запаздывание двигательного компонента пищевой реакции. Так как у Скифа в этот период была тепловая одышка, то двигательный компонент условно-пищевой реакции несколько усложнялся побочными двигательными реакциями. Однако с появлением двигательно-пищевой реакции движения, связанные с тепловой одышкой, почти всегда полностью затормаживались, а интенсивность первой прогрессивно нарастала к моменту присоединения безусловного раздражения. После летнего перерыва, когда у Скифа выработались и упрочились запаздывающие рефлекс и не было одышки, во время интервалов между применениями раздражителей и в первый момент их действия Скиф дремал и даже засыпал. Спустя полторы-две минуты от начала действия условного раздражителя Скиф просыпался, поднимал и поворачивал голову в сторону кормушки, появлялся секреторный компонент, и интенсивность условной пищевой реакции нарастала до момента подачи кормушки.

Причем, двигательный компонент условно-пищевой реакции был более интенсивным на сильный раздражитель по сравнению с его интенсивностью на слабый раздражитель. Следовательно, силовая зависимость выступала не только на секреторной реакции, но и на двигательном компоненте условно-пищевой реакции.

2. Выработка условно-пищевой реакции.
Применения условного раздражителя.
Сильное беспокойство, срывался, старался срывливо поглядывать на раздражитель. В течение реакции уменьшалась реакция.
С шестого применения и касалки Моржик во время подачи пищи. Во время также в интервалах поглядывал то в сторону, через которую подавалась еда, мясо-сахарного реакции — поглядывал еда снова нарастала. Моржик обнюхивал лампу, висевшую перед ним.
Несмотря на то, условный раздражитель слюноотделительная реакция позже. В первый опыт «таинственное» слюноотделение раздражителей, так и в течение продолжения семи дней на безусловного слюноотделения за 40-45 сек. еда.
Небольшое условно-пищевое (0-0-1-2-1-0). Звонком на 16-м сочетании снова отсутствовало и появилось в виде следового действия условного раздражителя на световой эффект также в виде реакции присоединения слюноотделения держался 40-го опыта на лампу (средние величины и 3-ю минуту изолации). Появившись в течение, условный

2. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Моржика

Применения условных раздражителей вначале вызывали сильное беспокойство Моржика: он вертелся, скулил, часто срывался, старался спрыгнуть со станка, при этом изредка боязливо поглядывал то на один, то на другой условный раздражитель. В последующие опытные дни двигательные реакции уменьшались и появилась исследовательская реакция.

С шестого применения звонка и девятого применения света и касалки Моржик воспринимал эти раздражители как сигналы подачи пищи. Во время действия условного раздражителя, а также в интервалах между применениями Моржик часто поглядывал то в сторону раздражителя, то в сторону щели, через которую подавалась кормушка. При этом иногда процесс еды мясо-сухарного порошка кратковременно прерывался реакцией — поглядывания на условный раздражитель. После еды снова нарастала активная реакция на условные раздражители, Моржик обнюхивал их, рассматривал, а иногда лизал лампу, висевшую перед его глазами.

Несмотря на то, что двигательно-пищевая реакция на условный раздражитель и на кормушку возникла очень быстро, слюноотделительная пищевая реакция возникла значительно позже. В первый опытный день наблюдалось небольшое «спонтанное» слюноотделение как во время дачи условных раздражителей, так и в интервале между их применением. Далее, на протяжении семи дней слюноотделения вовсе не было. Величина безусловного слюноотделения колебалась в пределах 18-24 капель за 40-45 сек. еды порции мясо-сухарного порошка.

Небольшое условное слюноотделение впервые появилось на звонок на 16-м сочетании звука с безусловным пищевым раздражителем (0-0-1-2-1-0), однако в последующие шесть дней оно снова отсутствовало и только на 31—32-м сочетании снова появилось в виде следов слюны в конце 3-й минуты изолированного действия условного раздражителя. Условный слюнный эффект на световой и кожно-механический раздражители появился также в виде следов слюны в конце 3-й минуты, т. е. к моменту присоединения пищевого раздражителя на 29-м и 30-м их применении. Такая минимальная величина условного слюноотделения держалась 3 дня. С 19-го опытного дня величина условного слюнного эффекта начала возрастать, и в конце 40-го опытного дня она в среднем достигла на звонок 0-0,9-8,4, на лампу — 0-0,4-4,2, на касалку — 0,1-1-4,9 капли (средние величины в каплях слюны на 10 опытных дней в 1, 2 и 3-ю минуту изолированного действия условных раздражителей).

Появившись вблизи присоединения безусловного раздражителя, условный слюнный эффект постепенно нарастал и появ-

О характере условных рефлексов в период их выработки можно судить по протоколу опыта 39.

О характере условных рефлексов можно судить по протоколу опыта 39.

Опыт 39 от 9. II 1949 г.

Время применения раздражителя, час, м.	Условный раздражит.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая реакция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
12.41	77	Зв.	1.35	0 0 0 1 5 6	12	I, II	Поглядел на звонок.
12.50	77	Зв.	2.15	0 0 0 0 3 4	7	I, II	Заглядывает в щель, сует в нее лапу.
12.59	55	K ₁₂	2.43	0 0 0 0 0 3	3		Сильный шум ■
13.08	78	Зв.	2.05	0 0 0 0 5 6	11	I, II	коридоре.
13.17	78	Св.	2.20	0 0 0 0 1 2	3	I	Двигательно-пищевая реакция мимолетная.
13.26	56	K ₁₂	2.40	0 0 0 0 0 2	2		Сонлив.

Величины условных рефлексов были непостоянны, они часто снижались до полного исчезновения. У Моржика начала развиваться сонливость, особенно во время действия светового и кожно-механического раздражителя, появились гипнотические фазы, в частности, парадоксальная фаза — на звонок рефлекс отсутствовал, а на касалку был выше нормы. В связи с развитием сонливости величины рефлексов в опытах 40-50 резко снизились (см. рис. 6, декада 5). Желая предупредить развивающуюся у Моржика сонливость, мы повышали его пищевую возбудимость (голод, уменьшение рациона); в интервале между применяемыми раздражителями спускали со станка на пол, применяли всевозможные посторонние раздражители, т. е. старались держать Моржика в деловом состоянии. Нам удалось предотвратить дальнейшее развитие сонного торможения и повысить работоспособность корковых клеток Моржика. Из рис. 6 видно, что за шестую декаду рефлексы возросли.

Из рис. 6 видно, что за шестую декаду, по сравнению с пятой, рефлексы возросли более чем в два раза. Дальнейшее нарастание величин рефлексов наблюдалось и на 7-й опытной десятидневке на звонок, а на свет и касалку — на 7 и 8-й десятидневке.

В последующие опытные дни (девятая десятидневка с 80-го до 90-го опыта) снова наблюдалось небольшое снижение величин условных рефлексов. Величины рефлекса были на звонок — 0,1-0,6-13,0, на лампу — 0-0,5-7,6, на касалку — 0-0,9-7,3 капли, такие же величины рефлексов были и в опытах на протяжении 10-й десятидневки (оп. 90—100) (см. рис. 6, декады 9 и 10).

Привлекает внимание тот факт, что изменение величин рефлексов происходило, главным образом, за счет изменения интенсивности секреции слюны на протяжении третьей минуты изолированного действия условного раздражителя. Кроме того, в период нарастания величин рефлексов имело место некоторое уменьшение периода запаздывания, тормозной процесс как бы уступал место возбуждению, и, наоборот, в период уменьшения величин рефлексов период запаздывания несколько удлинялся, и процесс возбуждения уступал место процессу торможения.

Как видно из рис. 6, Моржик, начиная с 90-го опыта, т. е. с 179-го сочетания звонка и света и с 160-го сочетания касалки с безусловным пищевым раздражителем, отставленным на 3 мин., сбалансировал процесс торможения и возбуждения.

Моржик

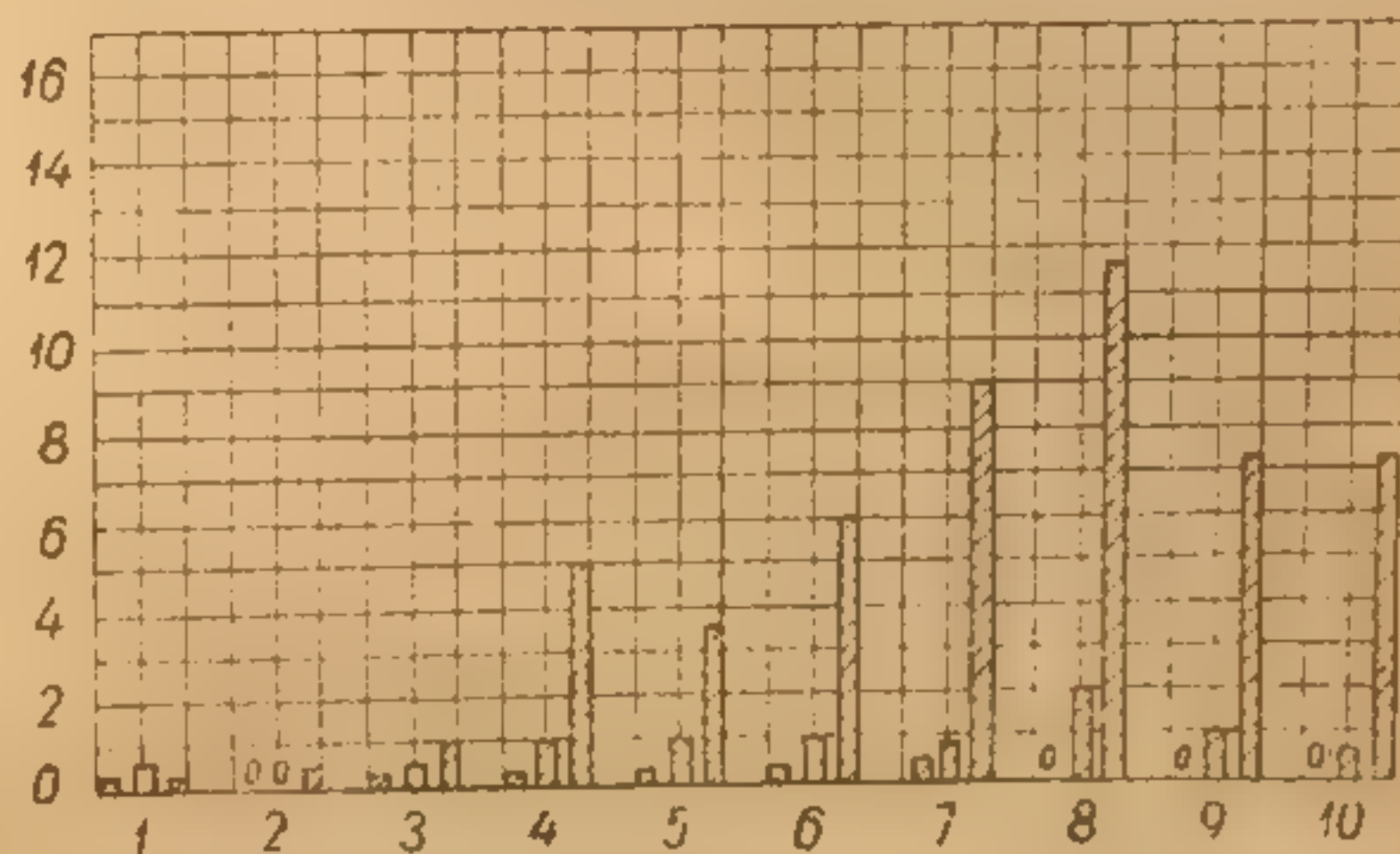
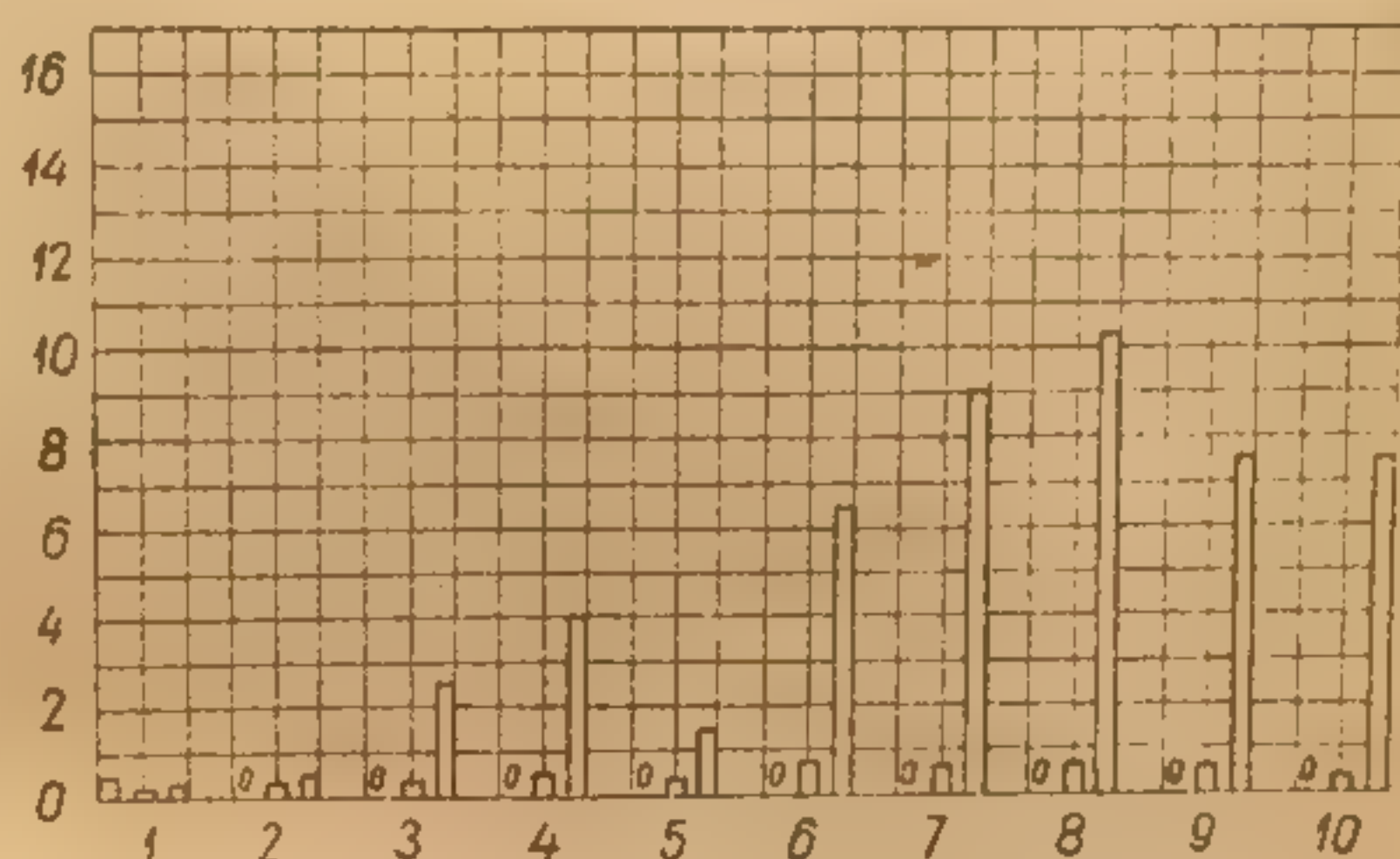
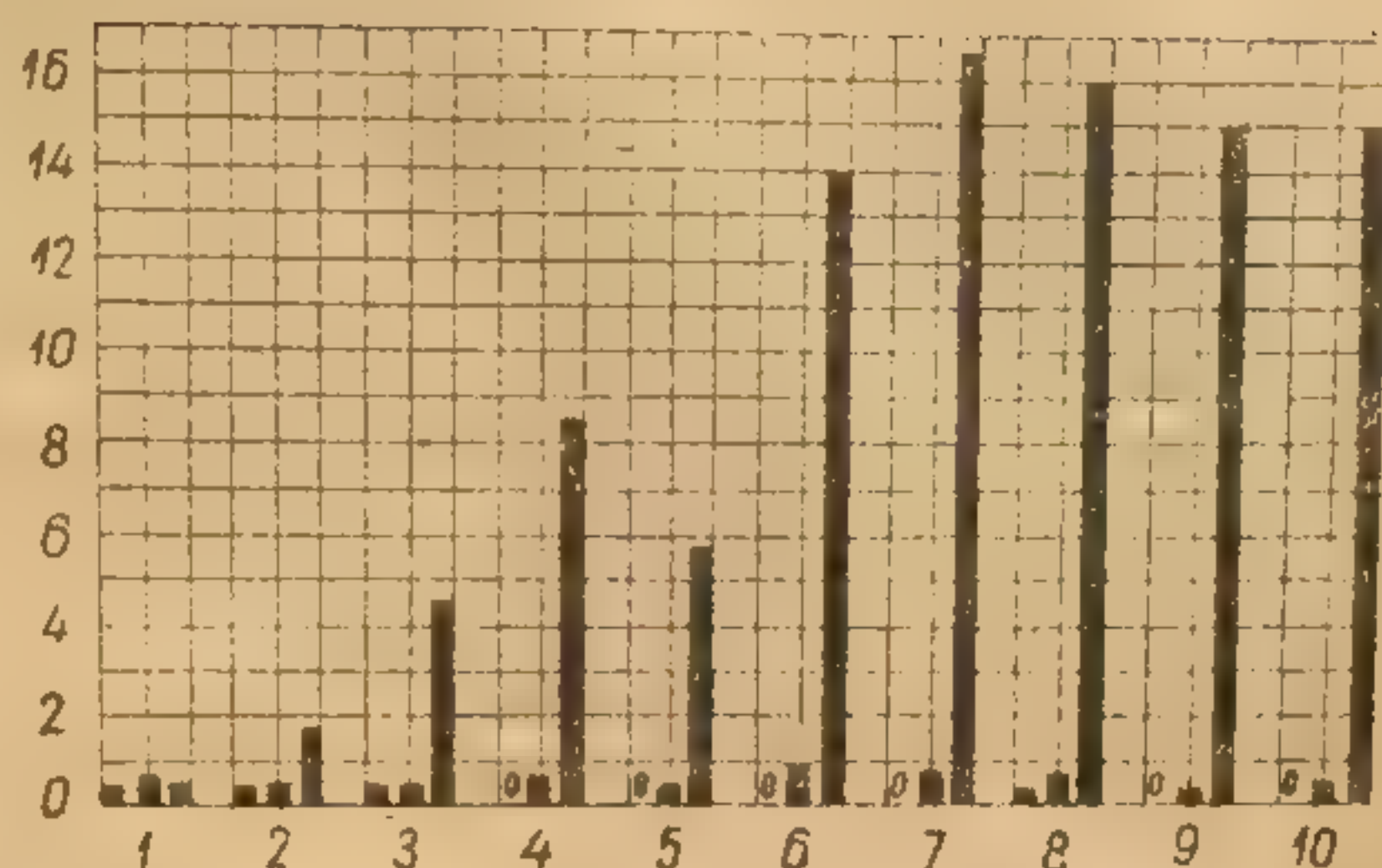


Рис. 6. Ход выработки запаздывающих условных рефлексов у Моржика на звонок (черные столбики), свет (светлые столбики) и касалку (заштрихованные столбики). На графике представлены среднеарифметические величины условных рефлексов из каждых 10-ти опытов (20-ти сочетаний). Цифры по ординате — обозначения величины рефлексов в каплях слюны, по абсциссе — десятидневок.

У Моржика образовались довольно стойкие запаздывающие условные рефлексы. Фаза торможения рефлекса на звуковой условный раздражитель стала равной 2 мин., на световой — 2 мин. 10 сек. ■ на кожно-механический — 2 мин. 20 сек.

После 120 опытов работа была прервана на время летнего перерыва. За время летнего периода Моржик перенес воспаление кишечника. Опыты были начаты спустя 3 месяца и 13 дней.

В первый же опытный день Моржик охотно прыгнул на станок. При предъявлении условных раздражителей реагировал на их действие такой же двигательной-пищевой реакцией, как и в последнем опыте до перерыва. Слюнный эффект появился на первые же применения условных раздражителей незадолго до времени присоединения безусловного раздражителя. Величины рефлексов были незначительны, часто снижались до нуля. Однако уже на протяжении 10 опытных дней произошло полное восстановление з. у. р., причем характер восстановления з. у. р. напоминал как бы сокращенный характер их начальной выработки, что ясно указывает на роль тренировки основных нервных процессов — торможения ■ возбуждения.

Для примера приведем некоторые протоколы опытов этого периода работы.

Опыт 121 от 5. IX 1949 г. (1-й день после перерыва)

Время применения раздр. час., м.	Условный раздр.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.					Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название									
1	2	3	4	5					6	7	8
11.23	240	Зв.	—	—	—	—	—	—	—	I, II	Сильная двигательнo-пищевая реакция.
11.32	245	Св.	—	0	0	0	0	0	—	I, II	
11.41	217	K ₁₂	1.45	0	0	0	1	2	4	I, II	Двигательно-пищевая реакция мимолетная.
11.50	241	Зв.	1.15	0	0	1	2	3	7	I, II	
11.59	246	Св.	2.55	0	0	0	0	0	1	I, II	
12.08	218	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	I, II	

Опыт 124 от 8. IX 1949 г. (4-й день)

10.52	246	Зв.	2.45	0	0	0	0	0	1	1	I, II
11.01	251	Св.	2.20	0	0	0	0	2	2	4	I, II
11.10	223	K ₁₂	1.40	0	0	0	2	1	2	5	I, II

Опыт 128 от 13. IX 1949 г.

11.19	247	Зв.	2.10	0	0	0	0	0	0	
11.28	252	Св.	2.35	0	0	0	0	0	0	
11.37	224	K ₁₂	2.15	0	0	0	0	0	0	
11.46	231	K ₁₂	2.15	0	0	0	0	0	0	
11.55	255	Зв.	2.30	0	0	0	0	0	0	
11.04	260	Св.	2.35	0	0	0	0	0	0	
11.13	232	K ₁₂	2.55	0	0	0	0	0	0	

Опыт 132 от 13. IX 1949 г.

10.44	262	Зв.	2.23	0	0	0	0	0	0	
10.53	267	Св.	2.25	0	0	0	0	0	0	
11.02	239	K ₁₂	2.10	0	0	0	0	0	0	
11.11	263	Зв.	2.15	0	0	0	0	0	0	
11.20	268	K ₁₂	1.50	0	0	0	0	0	0	
11.29	240	K ₁₂	2.45	0	0	0	0	0	0	

В последующих опытах Моржик выросли; в одних и тех же условиях в очень незначительной степени снижались на некоторые отношения Моржика. Связанные отношения велись менее резко выражены. Звонка (1-е место), чем звонка (4-е место) — значительное вышнее, чем в предыдущих опытах.

1	2	3	4	5	6	7	8
11.19	247	Зв.	—	0 0 0 0 0 0	—	I	Потягивается, ску- лит.
11.28	252	Св.	—	0 0 0 0 0 0	—	I	Поскуливает.
11.37	224	K ₁₂	2.40	0 0 0 0 0 2	2	I, II	Двигательно - пище- вая реакция мимолет- ная.

Опыт 128 от 13. IX 1949 г. (8-й день)

11.28	254	Зв.	2.10	0 0 0 0 3 4	7	I, II	Резко повернул го- лову ■ сторону звонка
11.37	259	Св.	2.35	0 0 0 0 0 2	2	I, II	и отвернулся.
11.46	231	K ₁₂	2.15	0 0 0 0 2 3	5	I, II	
11.55	255	Зв.	2.30	0 0 0 0 0 5	5	I, II	То же.
11.04	260	Св.	2.35	0 0 0 0 0 3	3	I, II	
11.13	232	K ₁₂	2.55	0 0 0 0 0 1	1	II	

Опыт 132 от 17. IX 1949 г. (12-й день)

10.44	262	Зв.	2.23	0 0 0 0 2 8	10	I, II	Несколько раз по- смотрел в сторону звонка.
10.53	267	Св.	2.25	0 0 0 0 1 5	6	I, II	
11.02	239	K ₁₂	2.10	0 0 0 0 2 4	6	I, II	Взглянул на лампу.
11.11	263	Зв.	2.15	0 0 0 0 2 7	9	I, II	Первую минуту часто смотрит в сторону
11.20	268	K ₁₂	1.50	0 0 0 2 0 2	4	I, II	звонка, скулит.
11.29	240	K ₁₂	2.45	0 0 0 0 0 3	3	I, II	

В последующих опытах величины рефлексов еще немного возросли; в одних и тех же условиях проведения опыта они колебались в очень незначительных пределах.

Укажем на некоторые особенности условнорефлекторной деятельности Моржика. Уже из приведенных опытов видно, что силовые отношения величин рефлексов у Моржика более или менее резко выражены. Однако, часто приходилось наблюдать значительно меньший слюнный эффект на первое применение звонка (1-е место), чем на последующие условные раздражители системы (свет, касалка), в то же время на второе применение звонка (4-е место) величина слюнного эффекта была значительно выше, чем на первое применение. Приведем некоторые опыты.

Опыт 87 от 7. IV 1949 г.

Время приме- ния раздр. час, мин.	Условный раздраж.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.				Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание	
	Количество применений	Название									
1	2	3	4	5				6	7	8	
10.42	173	Зв.	2.40	0	0	0	0	2	2	I, II	Перед опытом сильно возбудим.
10.51	173	Св.	2.35	0	0	0	0	9	9	I, II	При действии звон- ка сильное мышечное напряжение.
11.00	171	K ₁₂	2.10	0	0	0	0	2	9	I, I	Несколько раз взгля- нул на касалку.
11.09	174	Зв.	1.50	0	0	0	2	8	20	I, II	Двигательно - пище- вая реакция прогрес- сивно нарастает к кон- цу действия звонка.
11.18	174	Св.	1.55	0	0	0	1	3	11	I, II	
11.27	152	K ₁₂	2.45	0	0	0	0	2	7	I, II	

Опыт 103 от 27. IV 1949 г.

10.58	204	Зв.	2.55	0	0	0	0	0	1	1	I, II	С разгона вскочил на станок, быстро была наклеена воронка и сразу применили звук звонка. Сильное напряжение мышц.
11.07	208	Св.	2.55	0	0	0	0	0	1	1	I, II	
11.16	181	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	5	6	I, II	
11.25	205	Зв.	1.35	0	0	0	2	4	7	13	I, II	Спокоен, изредка поглядывает в сторону звонка.
11.34	209	Св.	2.25	0	0	0	0	1	4	5	I, II	
11.43	182	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	3	4	I, II	

Опыт 108 от 4. V 1949 г.

10.45	214	Зв.	2.35	0	0	0	0	0	4	4	I, II	Вертит головой, часто смотрит в сторону звонка. Мышечное напряжение.
10.54	219	Св.	1.55	0	0	0	1	3	5	9	I, II	
11.03	191	K ₁₂	1.45	0	0	0	2	4	4	10	I, II	В интервале дремлет.
11.12	215	Зв.	2.20	0	0	0	0	2	6	8	I, II	
11.21	220	Св.	2.55	0	0	0	0	0	1	1		То же.
11.30	192	K ₁₂	2.00	0	0	0	0	6	3	9		Сонлив.
												На 5-й полминуте стук, сонливость рассеялась.

1	2	3	4	5				6	7	8
---	---	---	---	---	--	--	--	---	---	---

Опыт 133 от 20. IX. 1949 г.

10.50	264	Зв.	2.20	0	0	0	0	2	6	8	I, II	Мышечное напряжение уменьшается.
10.59	269	Св.	2.15	0	0	0	0	1	4	5	I, II	
11.08	241	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	1	1	2	I	
11.17	265	Зв.	1.35	0	0	0	3	8	10	21	I, II	Двигательно-пищевая реакция прогрессивно нарастает к моменту подачи кормушки.
11.26	270	Св.	1.50	0	0	0	2	5	6	13	I, II	
10.35	242	K ₁₂	2.15	0	0	0	0	2	4	6	I, II	

Опыт 139 от 28. IX. 1949 г.

10.55	276	Зв.	2.10	0	0	0	0	4	10	14	I, II	После подготовки к опыту подкормили. Успокоился. Через 10 мин. начали опыт.
11.04	281	Св.	2.25	0	0	0	0	1	7	8	I, II	
11.13	253	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	2	5	7	I, II	
11.22	277	Зв.	2.10	0	0	0	0	5	9	14	I, II	
11.31	282	Св.	2.45	0	0	0	0	0	4	4	I, II	Вначале дремлет.
11.40	254	K ₁₂	1.25	0	0	1	3	3	2	9	I, II	

Опыт 148 от 18. X. 1949 г.

11.10	294	Зв.	1.50	0	0	0	1	4	8	13	I, II	Опыт начат спустя 10 мин. после его подготовки. Во время действия звонка несколько раз смотрит в сторону звонка.
11.19	299	Св.	2.20	0	0	0	0	1	8	9	I, II	
11.28	271	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	6	7	I, II	
11.37	295	Зв.	2.10	0	0	0	0	3	8	11	I, II	Вздрогнул, резко повернул голову в сторону звонка и заснул.
11.46	300	Св.	2.20	0	0	0	0	2	10	12	I, II	
11.55	272	K ₁₂	1.40	0	0	0	2	2	5	9	I, II	Взглянул на касалку, потом на лампу и облизнулся.

Опыт 154 от 25. X. 1949 г.

Перед опытом дали съесть 50 г хлеба. Успокоился

10.57	306	Зв.	2.10	0	0	0	0	4	8	12	I, II	Доносится звук звонка в коридоре.
11.06	311	Св.	2.55	0	0	0	0	0	2	2	I, II	
11.15	283	K ₁₂	2.15	0	0	0	0	2	5	7	I, II	
11.24	307	Зв.	2.10	0	0	0	0	5	8	12	I, II	Два раза взглянул в сторону звонка и каждый раз при этом глубокий вздох.
11.33	312	Св.	2.25	0	0	0	0	2	7	9	I, II	
11.42	284	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	2	5	7	I, II	Лежит спокойно.

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Опыт 155 от 26. X 1949 г.

11.00	308	Зв.	2.20	0	0	0	0	2	10	12	I, II	После наклейки ка- салки и воронки лег.
11.00	313	Св.	2.20	0	0	0	0	2	7	9	I, II	успокоился. Спустя 5
11.18	285	K ₁₂	2.35	0	0	0	0	0	7	7	I, II	мин. начали опыт.
11.27	309	Зв.	— 2	5	0	0	4	9	13	31	I, II	Сильная двигательно- пищевая реакция, вер- тит хвостом, скулит.
11.36	314	Св.	2.20	0	0	0	0	3	6	9	I, II	Лежит спокойно.
11.45	286	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	3	3	II	Двигательно-пищевая реакция мимолетна.

Как видно из приведенных протоколов опытов, в тех случаях, когда на первое применение звонка величина условного слюноотделения была уменьшена, имело место и нарушение закона силовых зависимостей, но лишь в первой половине опыта, тогда как во второй половине опыта, при повторном применении системы условных раздражителей, закон силовых отношений выступал всегда достаточно четко (см. опыты 87, 103, 108). При этом часто суммарная величина слюнного эффекта за первую половину опыта, на первое применение условных раздражителей, была значительно меньше, чем за вторую половину опыта на второе применение условных раздражителей, т. е. происходило повышение возбудимости пищевого центра, видимо, вследствие освобождения его от индуцирующего из двигательного центра торможения.

Взаимосвязь между двигательным и пищевым центрами может проявиться в различных формах — зависимости от условий опыта. Так, М. Я. Безбокая (1913) наблюдала явление иррадиации возбуждения из двигательного центра на пищевую и, наоборот, из пищевого на двигательный.

И. П. Павлов и М. К. Петрова (1932), Ф. П. Майоров (1938), С. В. Клещев (1940), Г. В. Скипин (1940), И. С. Розенталь (1946) и др. наблюдали индукционные взаимоотношения между пищевым и двигательным центром.

Характерно, что интенсивность снижения величины слюнного эффекта или даже полное его отсутствие на первое применение звонка всегда было связано с интенсивностью двигательных реакций Моржика перед опытом. В тех случаях, когда опыт начинался сразу же после подготовительных мероприятий к нему, всегда выступало и явление снижения величины условного слюноотделения на первое применение звонка. В тех же

случаях, когда перед опытом Моржик успокаивался, и особенно тогда, когда за 5—10 минут до опыта давали ему съесть одну порцию мясо-сухарного порошка, в подавляющем большинстве величина рефлекса на первое применение звонка была выше или равна величине рефлекса на второе применение звонка. При этом закон силовых отношений выступал четко и в первой половине опыта (см. опыты 139, 148, 154, 155).

Естественно полагать, что снижение или полное отсутствие слюноотделительного эффекта на первое применение звонка было связано с понижением исходной возбудимости пищевого центра вследствие индуцирующего влияния возбуждения в двигательном анализаторе. Далее, когда это возбуждение в двигательном анализаторе затормаживалось, а возбудимость пищевого центра стимулировалась еще безусловным пищевым раздражителем, возбудимость последнего несколько возрастала, и на второе применение условных раздражителей условно-слюноотделительный эффект повышался.

Если же повысить возбудимость пищевого центра перед опытом, т. е. подкормить собаку и тем самым переключить возбуждение с двигательного анализатора на пищевой центр, то величина условного эффекта на первое применение условных раздражителей, т. е. за первую половину опыта, была равна или несколько выше, чем за вторую половину опыта. Уменьшение слюноотделительного эффекта к концу опыта наступает вследствие насыщения животного и, естественно, понижения возбудимости пищевого центра.

Кроме упомянутых особенностей, Моржик отличался от других наших подопытных собак повышенной чувствительностью к посторонним раздражителям. Незначительные посторонние раздражители вызывали у него ориентировочную реакцию, что в большинстве случаев вело к снижению величины условного эффекта.

Все это представляло определенную трудность выработки у Моржика з. у. р. на применяемые раздражители. Несмотря на это, как уже указывалось, у Моржика образовались довольно стойкие з. у. р., т. е. его нервная система оказалась способной сбалансировать во времени процесс торможения и возбуждения, что, естественно, не под силу типу собак со слабой нервной системой.

Привлекает внимание совершенно иной характер хода образования з. у. р. у Моржика по сравнению с характером их образования у Скифа, что обуславливается особенностью типа нервной системы Моржика.

Укажем еще на одну особенность условнорефлекторной деятельности Моржика. На применение условных раздражителей у него долгое время сохранялась ориентировочная реакция, сменившаяся затем двигательнo-пищевой реакцией. На первые моменты действия звонка Моржик реагировал быстрым пово-

ртом головы и глаз в сторону его размещения, потягивался, один-два раза глубоко вздыхал. Иногда это сопровождалось зевотой, скулением, жевательными движениями и т. д. В первые моменты действия светового или кожно-механического раздражителя Моржик обычно реагировал лишь поворотом головы и глаз в их сторону. Иногда при этом Моржик обнюхивал или зал лампу. После кратковременной двигательной реакции на условный раздражитель возникала мимолетная реакция на кормушку (кратковременное заглядывание). Спустя 1—2 минуты от начала действия условного раздражителя снова возникала двигательно-пищевая реакция на кормушку. Моржик поворачивался и пристально смотрел на щель, через которую подавалась кормушка, появлялась секреторная пищевая реакция. Через некоторое время условно-двигательная реакция на кормушку в первые моменты действия условного раздражителя исчезла, сохранилась лишь запаздывающая двигательно-пищевая реакция на кормушку. Двигательно-пищевая реакция на начальные моменты действия условных раздражителей сохранилась и проявлялась до конца опытов с Моржиком. Более того, у Моржика появились и долгое время сохранялись установочно-двигательные реакции на следуемый условный раздражитель системы. В интервале между применением раздражителей, с приближением времени применения раздражителя Моржик поворачивал голову и глаза в сторону места последующего раздражителя. Применение кожно-механического раздражителя на всех местах системы дало воспроизведение стереотипа рефлексов (П. Д. Харченко, 1954).

При изменении порядка следования раздражителей эти установочно-рефлекторные реакции Моржика исчезли.

3. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Рябко

У Рябко начали вырабатывать з. у. р. на систему условных раздражителей с отставлением подкрепления на 3 мин.

Первое применение раздражителей вначале вызвало небольшую пассивно-оборонительную реакцию, а затем наклонность к сонливости. На второе применение раздражителей возникла также пассивно-оборонительная реакция, сопровождавшаяся общим беспокойством Рябко; он вертелся, скулил, боязливо оглядывался по сторонам, пытался спрыгнуть со станка.

На второй опытный день применение условных раздражителей вызвало общее сильное беспокойство. Рябко все время скулил, вертелся, пытался спрыгнуть со станка, срывал касалку, воронку и т. д., еду брал неохотно, с оглядкой. В последующие опытные дни общая двигательная реакция постепенно уменьшалась, а сонливость начала прогрессивно нарастать как во время действия условных раздражителей, так и в интервале между их применением.

До летнего перерыва был проведен 81 опыт (164 сочетания звонка, 158 — света, 146 — касалки), но рефлекс у Рябка не образовался.

После летнего перерыва (45 дней) в первый же опытный день Рябка охотно вбежал в экспериментальную комнату и вспрыгнул на станок. На первое применение условных раздражителей была четкая двигательно-пищевая реакция и небольшое условное слюноотделение, величина которого в последующие два опыта даже несколько возросла. Так, например, в первый опытный день величина рефлекса за каждую минуту изолированного действия раздражителей была: Зв.— 0-0-2; Св.— 0-0-1; K_{12} — 0-0-2, а в опыте 85 от 27/IX—1948 г. (4-й день после перерыва): Зв.— 0-0-7; Св.— 0-0-2; K_{12} — 0-2-3; Зв.— 0-0-2; Св.— 0-0-1; K_{12} — 0-0-4 капли, но в последующий опытный день — опыт 86 от 28/IX—1948 г. — условное слюноотделение отсутствовало. (Зв. — 0-0-3; Св. — 0-0-0; K_{12} — 0-0-0). С исчезновением условнорефлекторного слюноотделения нарастала интенсивность сонного торможения.

В связи с этим мы начали выработку у Рябка совпадающих условных рефлексов с тем, чтобы в дальнейшем перейти к постепенному удлинению времени изолированного действия условных раздражителей, предполагая, что этим путем удастся выработать у него з. у. р.

После нескольких одновременных сочетаний условного раздражителя с безусловным у Рябка появилась четкая двигательно-пищевая реакция; подаваемую еду он съедал с большой жадностью за 40 сек., и при этом выделялось 26—28 капель слюны. Затем мы начали удлинять на 5 секунд ежедневно время изолированного действия условных раздражителей. По мере удлинения изолированного действия условных раздражителей развивалось и запаздывание начала условного слюноотделения.

Когда отставление было доведено до 60 сек., величина условного слюноотделения колебалась на звонок в пределах 6-8, на свет — 4-6 и на касалку — 2-4 капель. При дальнейшем отставлении безусловного раздражителя запаздывание иногда растормаживалось, периодическая сонливость, которая наблюдалась раньше в интервалах между применениями условных раздражителей, стала нарастать. Когда отставление было доведено до 1—1,5 мин., мы решили упрочить рефлекс. Последующие 10 дней практиковались отставленные на 1,5 мин. рефлекс. Средняя величина слюноотделения за 10 опытных дней была (за каждые 30 сек.): Зв.— 0,4-2,4, 4-5,5; на Св.— 0,02-0,8-2,4; на K_{12} — 0-0,5-1,8 капли.

Сонливость, наступающая в интервале между применениями раздражителей, рассеивалась во время их действия, и к моменту присоединения безусловного раздражителя четко выступало преобладание пищевого возбуждения.

После упрочения рефлексов, отставленных на 1,5 мин., мы начали снова удлинять время изолированного действия условных раздражителей ежедневно на 5 сек. При этом опять нарушалось соотношение между торможением и возбуждением; сонное торможение, суммируясь с запаздывательным торможением, распространялось и на время фазы условного пищевого возбуждения.

Величины рефлексов изо дня в день колебались в довольно больших пределах, рефлекс то появлялся, то полностью исчезал. Особенно часто исчезали рефлекс на световой и кожно-механический раздражители.

Когда же отставление было доведено до 3 мин., начали практиковать рефлекс ежедневно. Приводим несколько протоколов опытов этого периода работы.

Опыт 132 от 20. XII 1948 г.
(1-й день отставления на 3 мин.)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запаздыв. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.21	259	Зв.	-40	0 1 0 0 1 1	3		Сонлив.
10.30	258	Св.	2.25	0 0 0 0 1 1	2	I	Сонлив, «клюет».
10.39	256	K ₁₂	-02	1 1 1 0 2 1	6	I'	Так же, изредка поворачивает голову в сторону касалки.
10.48	260	Зв.	-02	1 1 1 3 2 3	11	I, II	Изредка смотрит на звонок и на цель.
10.57	259	Св.	—	0 0 0 0 0 0	—		Сонлив, «клюет».
11.08	257	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—		То же.
Опыт 133 от 21. XII 1948 г. (2 день)							
10.36	261	Зв.	1.55	0 0 0 1 2 4	7	I, II	Сонливость рассеивается.
10.45	260	Св.	1.55	0 0 0 1 3 3	7	II	
10.54	258	K ₁₂	2.20	0 0 0 0 1 3	4	II	Двигательно-пищевая реакция мимолетная.
11.03	262	Зв.	-15	1 0 1 1 3 4	10	II	
11.12	261	Св.	2.55	0 0 0 0 0 1	1		Сонлив.
11.21	259	K ₁₂	-45	0 2 0 2 1 1	6		Сонлив.

На следующий опытный день рефлекс отсутствовали на звонок и свет.

Опыт 135 от 22. XII 1948 г.

10.34	265	Зв.	1.55	0	0
10.43	264	Св.	2.15	0	0
10.52	262	K ₁₂	2.20	0	0
11.01	266	Зв.	2.15	0	0
11.10	265	Св.	2.20	0	0
11.19	263	K ₁₂	2.20	0	0

Опыт 136 от 23. XII 1948 г.

10.54	267	Зв.	1.05	0	0
11.03	266	Св.	1.50	0	0
11.12	264	K ₁₂	2.25	0	0
11.21	268	Зв.	-20	1	0
11.30	267	Св.	2.00	0	0
11.39	265	K ₁₂	2.50	0	0

В последующих четырех опытах...

Опыт 150 от 24. XII 1948 г.

10.53	294	Зв.	1.25	0	0
11.02	293	Св.	2.45	0	0
11.11	291	K ₁₂	2.50	0	0
11.20	295	Зв.	2.10	0	0
11.39	294	Св.	—	0	0
11.48	292	K ₁₂	—	0	0

В четырех последних опытах...

1	2	3	4	5					6	7	8
---	---	---	---	---	--	--	--	--	---	---	---

Опыт 135 от 23.XII 1948 г. (4-й день)

10.34	265	Зв.	2.25	0	0	0	0	1	5	6	II	Сонлив, в интервале спит.
10.43	264	Св.	1.35	0	0	0	2	0	1	3		Сонлив.
10.52	262	K ₁₂	—	1	0	0	1	0	2	4		Сонлив. В интервале
11.01	266	Зв.	—35	0	1	2	3	4	5	15	II	не дали уснуть.
11.10	265	Св.	2.15	0	0	0	0	3	3	6	II	
11.19	263	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	2	2	4	II	

Опыт 136 от 24.XII 1948 г. (5-й день)

10.54	267	Зв.	1.05	0	0	3	4	7	8	22	I, II	Сонливость рассеялась.
11.03	266	Св.	1.50	0	0	0	2	2	2	6	II	Пищевое возбуждение сильное.
11.12	264	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	1	2		Сонлив, ел жадно.
11.21	268	Зв.	—20	1	1	0	2	2	3	9	II	Сонливость периодическая.
11.30	267	Св.	2.00	0	0	0	0	1	3	4	II	То же.
11.39	265	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	2	2		Сонлив, ел жадно.

В последующих четырнадцати опытах рефлексы колебались в таких же пределах.

Опыт 150 от 18.I 1949 г. (19-й опытный день)

10.53	294	Зв.	1.25	0	0	1	3	5	6	15	I, II	Сонливость рассеивается, и к концу действия условного раздражителя нарастает пищевое возбуждение.
11.02	293	Св.	2.45	0	0	0	0	0	1	1	II	Сонливость, двигательно-пищевая реакция мимолетная.
11.11	291	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	1	1	II	
11.20	295	Зв.	2.10	0	0	0	0	4	10	14	I	Сонливость с 5-й полминуты рассеивается.
11.39	294	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—		Сонливость углубляется, закрыл глаза, «клюет».
11.48	292	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—		То же.

В четырех последующих опытах рефлекс на свет и касалку то появлялся, то полностью исчезал.

1	2	3	4	5				6	7	8
---	---	---	---	---	--	--	--	---	---	---

Опыт 158 от 29. I 1949 г.

11.22	309	Зв.	1.45	0	0	0	3	4	7	14	I, II	Сонливость рассеялась.
11.31	308	Св.	1.50	0	0	0	2	2	2	6	II	Периодически дремлет. В интервалах сонлив.
11.40	306	K ₁₂	1.50	0	0	0	1	0	1	2		Сонлив.
11.49	310	Зв.	— 2	5	1	2	6	4	7	25	I, II	Резкий поворот в сторону звонка.
11.58	309	Св.	1.45	0	0	0	1	1	1	3		Сонлив.
12.07	307	K ₁₂	—15	1	2	0	1	3	3	10	II	

Опыт 159 от 31. I 1949 г.

10.59	311	Зв.	—02	3	2	2	1	1	4	13	II	Двигательно-пищевая реакция в начале и в конце действия условного раздражителя.
11.08	310	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	—	Сонлив.
11.17	308	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	—	Сонлив.
11.26	312	Зв.	1.85	0	0	0	5	3	3	11	II	Сонливость рассеивается.
11.35	311	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	—	Мышцы расслаблены, спит.
11.44	309	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	—	То же.

Как видно из приведенных протоколов, четырехкратного одновременного применения условных и безусловных раздражителей для полного восстановления запаздывающих рефлексов было достаточно лишь на короткое время. Так, на другой день (оп. 157) имело место резкое растормаживание запаздывания, особенно на звуковой раздражитель, на третий день (оп. 158) на первое применение звонка выступил в четкой форме запаздывающий рефлекс, а на второе применение он растормозился. На четвертый день (оп. 159) на первое применение звонка через 2 сек. появилась секреторная реакция и за 1-ю минуту действия раздражителя выделилось 5 капель; за 2-ю—5 и за 3-ю минуту—3 капли слюны. На второе применение звонка был типичный запаздывающий рефлекс; на свет и на касалку рефлекс отсутствовал. В последующие дни рефлексы то появлялись, то, в большинстве случаев, отсутствовали в связи с развитием у Рябко гипнотического состояния и сна.

Таким образом, практика выработки з. у. р., начиная с совпадающих рефлексов, а также тренировки корковых процессов несколько улучшили положение: запаздывающие рефлексы у Рябко образовались и держались около одного месяца. Однако

Рябко не смог длительное время выдерживать определенную «дозу» торможения. Сонное торможение, суммируясь с торможением при запаздывании, постепенно вытесняло процесс возбуждения, irradiируя по всей коре головного мозга, что обусловило гипнотическое состояние, затем и полный сон.

В литературе имеются данные (К. М. Петрова, 1933а, б; Ф. П. Майоров, 1933; А. А. Линдберг, 1936; Н. В. Виноградова и В. А. Трошихина (1947) о том, что бром снимает гипнотическое состояние и восстанавливает запаздывающий рефлекс. Мы испытали влияние различных доз брома на течение запаздывающих рефлексов при гипнотическом состоянии Рябко. На протяжении 10 дней собаке давали бром с молоком per os за 10 минут до опыта. После 10—20-дневного перерыва испытывали другую дозу брома. Мы испытали влияние доз 1,0, 0,5, 0,3, 0,1 NaBr. Вначале была испытана доза 1,0 брома. Ниже приводим некоторые протоколы этих опытов.

Опыт 25 от 25. V 1948 г.

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
9.44	47	Зв.	—	0 0 0 0 0 0	—		Дремлет.
9.53	47	Св.	1.15	0 0 2 0 0 1	3		
10.02	43	K ₁₂	—37	0 1 0 0 0 0	1		Сонлив.
10.11	48	Зв.	0.40	0 1 0 0 0 0	1		Сонлив.
10.20	48	Св.	2.47	0 0 0 0 0 1	1		Сонлив.
10.29	44	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—		Спит.

Еду берет неохотно, с опозданием на 3-7 секунд.

Опыт 26 от 26. V 1948 г.

За 50 мин. до опыта дано 1,0 брома (1-й день)							
9.46	49	Зв.	2.50	0 0 0 0 0 2	2		Дремлет, «клюет».
9.55	49	Св.	—	0 0 0 0 0 0	—		
10.04	45	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—		То же.
10.13	50	Зв.	—	0 0 0 0 0 0	—		Спит.
10.22	50	Св.	—	0 0 0 0 0 2	—		
10.31	46	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—		Повернул голову в сторону звонка, закрыл глаза, дремлет.

1	2	3	4	5				6	7	8
---	---	---	---	---	--	--	--	---	---	---

Опыт 30 от 31. V 1948 г.

За 45 мин. до опыта дано 1,0 брома (5-й день)

9.46	57	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	—	Дремлет.
9.55	57	Св.	2.53	0	0	0	0	0	1	1	Спит.
10.04	53	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.
10.13	58	Зв.	2.50	0	0	0	0	0	1	1	Дремлет.
10.22	58	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.
10.31	54	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.

Еду берет неохотно, с опозданием на 5-10 сек.

Опыт 35 от 5. VI 1949 г.

За 60 мин. до опыта дано 1,0 брома (10-й день)

9.55	67	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	—	Дремлет.
10.04	67	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.
10.13	63	K ₁₂	2.47	0	0	0	0	0	1	1	Спит.
10.22	68	Зв.	—34	0	1	0	0	1	2	4	Сонлив, «клюет».
10.31	68	Св.	—43	0	2	1	1	0	2	6	Сонлив.
10.40	64	K ₁₂	—10	1	0	0	0	0	0	1	Сонлив.

Опыт 36 от 7. VI 1948 г. (1-й день без брома)

9.42	69	Зв.	1.43	0	0	0	1	1	1	3	Дремлет.
9.51	69	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.
10.00	65	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.
10.09	70	Зв.	1.39	0	0	0	1	3	4	8	Дремлет.
10.18	70	Св.	— 7	1	0	0	0	0	0	1	Спит.
10.27	66	K ₁₂	—37	0	1	0	0	0	0	1	Спит.

Еду берет с опозданием, ест нежадно

Опыт 40 от 11. VI 1948 г. (5-й день без брома)

9.40	77	Зв.	2.51	0	0	0	0	0	2	2	Сонлив.
9.49	77	Св.	2.12	0	0	0	0	1	2	3	Сонлив.
9.58	73	K ₁₂	1.13	0	0	1	1	2	2	6	
10.07	78	Зв.	1.43	0	0	0	2	7	8	17	Сонлив, до 4-й пол- минуты.
10.16	78	Св.	2.27	0	0	0	0	1	2	3	
10.25	74	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	Спит.

В опыте 41-м, т. е. на 6-й день без брома, запаздывающие рефлексы отсутствовали. В последующие опытные дни рефлексы то появлялись, то исчезали. Гипнотическое состояние Рябко не изменялось. При применении дозы брома 0,5 г получены такие же результаты, как и при дозе 1,0 г. Так, за 10 дней ежедневного введения 0,5 г брома суммарные величины рефлексов за каждую минуту изолированного действия раздражителей были: на Зв.— 0-17-67; Св.— 4-8-19; К₁₂-2-2-5, а за 10 опытных дней после применения брома рефлексы были: на Зв.— 7-19-93; Св.— 1-12-25; К₁₂— 0-3-24 капель, т. е. бром в дозе 0,5 г не только не снимал гипнотическое состояние, а еще более его усугублял. Бром в дозе 0,3 г и 0,1 г также не оказал существенного влияния, гипнотизация Рябко возникала уже в период подготовки к опыту и усугублялась при применении раздражителей. Рефлексы то появлялись, то снижались до нуля.

После летнего перерыва и переделки запаздывающих рефлексов в совпадающие, а затем переделки совпадающих в отставленные на 3 минуты у Рябко запаздывающие рефлексы сохранялись около одного месяца. К концу четвертой недели ежедневной практики запаздывающие рефлексы начали снижаться на фоне нарастающей гипнотизации, приведшей к исчезновению рефлексов и ко сну.

На этот раз мы решили испытать влияние хлористого кальция на течение запаздывающих рефлексов у Рябко при его гипнотизации. Из работ М. К. Петровой (1928а, 1945б), Л. Н. Федорова (1927), Л. А. Бам (1939) и др. известно, что ионы кальция оказывают существенное влияние на высшую нервную деятельность собак. М. К. Петровой показано, что хлористый кальций в дозе 2,0 в случае экспериментального срыва нервной деятельности в сторону возбуждения оказывает успокаивающее и регулирующее действие. Л. Н. Федоров, испытывая влияние хлористого кальция при нарушении равновесия между возбуждением и торможением у возбудимой собаки, также наблюдал успокоение животного, понижение условных рефлексов, развитие сонливого состояния. Л. А. Бам испытывал влияние различных доз (от 0,05 до 5) хлористого кальция на высшую нервную деятельность собак слабого тормозного типа нервной системы. Автором показано, что на течение условных рефлексов решающее влияние имеет доза хлористого кальция. У его подопытных хлористый кальций в оптимальных дозах (0,05-2,0) вызывал повышение положительных условных рефлексов, упрочение дифференцировочного торможения. Дозы выше оптимальных вызывают понижение рефлексов и сонливость собак. При ежедневном введении оптимальных доз кальция период повышения условных рефлексов сменяется их понижением, развитием гипнотического состояния. Учитывая эти данные, мы на Рябко испытывали влияние хлористого кальция в дозах 0,05, 0,1, 0,03 и 1,0. Навеска хлористого кальция разводилась в 10 мл

Итого в 128-й опыт
Ниже приводим данные

Суммарные величины рефлексов за каждую минуту изолированного действия раздражителей

Условные раздражители	За 3 дня до приема кальция	3 дня приема кальция
Звонок	11-19-40	7-19-93
Свет	4-8-19	1-12-25
Калеска	2-2-5	0-3-24
Всего	17-29-54	9-34-42

Условные раздражители	За 6 дней до приема кальция	6 дней приема 1,0 кальция
Звонок	12-0-19	1-4-4
Свет	0-1-4	0-0-0
Калеска	0-0-2	0-2-0
Всего	12-1-25 (28)	1-6-4 (59)

Условные раздражители	За 6 дней до приема кальция	6 дней приема 1,0 кальция
Звонок	4-13-117	3-7-7
Свет	1-3-37	3-4-0
Калеска	1-5-23	0-5-0
Всего	6-21-177 (204)	6-16-17 (17)

Как показывают приведенные данные, хлористый кальций в дозе 1,0 оказывает существенное влияние на течение рефлексов. Суммарная величина рефлексов в дозе 1,0 кальция вызывает понижение

молока и давалась выпить собаке за 1—1,5 часа до опыта. Ниже приводим данные этих опытов (см. табл. 5).

Таблица 5

Суммарные величины условного слюновыделения ■ каплях за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя

Условные раздражители	За 3 дня до приема кальция	3 дня по 0,05 кальция	За три дня после отмены кальция	3 дня по 0,1 кальция	За три дня после отмены кальция
Звонок . . .	11—19—40	0—3—46	1—4—30	2—6—50	7—23—72
Свет . . .	0—3—6	0—0—1	1—0—3	1—0—4	1—2—15
Касалка . .	3—2—7	3—3—13	0—0—9	1—5—11	0—7—17
Всего . . .	14—24—53 (91)	3—6—60 (69)	2—4—42 (48)	4—11—65 (79)	8—32—104 (144)

Условные раздражители	За 2 дня до приема кальция	2 дня по 0,3 кальция	За 2 дня после отмены кальция	За 3 дня до приема кальция	3 дня по 1,0 кальция	За 3 дня после отмены кальция
Звонок	2—0—19	1—4—42	2—10—38	0—8—51	1—3—60	2—15—82
Свет	0—1—4	0—0—5	1—1—9	0—0—5	1—3—18	3—1—22
Касалка	0—0—2	0—2—5	0—2—14	0—2—10	0—1—14	0—2—12
Всего	2—1—25 (28)	1—6—52 (59)	3—13—61 (77)	0—10—66 (76)	2—7—92 (101)	2—18—116 (136)

Условные раздражители	За 6 дней до приема кальция	6 дней по 1,0 кальция	За три дня после отмены кальция	Примечание
Звонок . . .	4—13—117	3—7—98	0—1—35	На 4-й день после отмены кальция рефлексы снижались до нуля, Рябко уснул.
Свет . . .	1—3—37	3—4—17	0—3—7	
Касалка . .	1—5—23	0—5—38	0—0—15	
Всего . . .	6—21—177 (204)	6—16—153 (175)	0—4—57 (61)	

Как показывают приведенные данные, кальций в дозе 0,05 не оказал существенного влияния на течение запаздывающих рефлексов. Суммарная величина рефлексов продолжала снижаться. Кальций в дозе 0,1-0,3 как в дни приема, так и впоследствии вызвал повышение возбудимости, что в свою очередь

вызвало уменьшение сонливости собаки и повышение величины условных рефлексов почти в два раза. Увеличение рефлексов происходило главным образом за счет увеличения условного эффекта за третью минуту изолированного действия условных раздражителей, запаздывание же не только не растормаживалось, а наоборот, усиливалось. Применение кальция ежедневно на протяжении трех дней в дозе 1,0 вызвало довольно стойкое (около 10-ти дней) повышение рефлексов с сохранением прежнего периода запаздывания. Повторное ежедневное применение 1,0 кальция на протяжении 6-ти дней вызвало небольшое снижение рефлексов, а после отмены кальция наступила сонливость собаки и снижение рефлексов. Таким образом, кальций лишь временно снимал сонливость и восстанавливал нормальное течение запаздывающих рефлексов. После отмены приема кальция через несколько дней появилась нарастающая гипнотизация и снижение величин рефлексов до нуля.

Не получив упрочения запаздывающих рефлексов при отставлении на 3 минуты, мы укоротили время изолированного действия раздражителей до полутора минут и начали практиковать рефлексы при этом отставлении. Всего было проведено 25 опытов, после чего работа была прервана на летний перерыв. Ниже приводим данные этих опытов (см. табл. 6).

Таблица 6
Суммарные величины рефлексов в каплях слюны из пяти опытов за каждые 30 сек. изолированного действия условного раздражителя

№№ опытов	Звонок			Свет			Касалка		
	30	30	30	30	30	30	30	30	30
208-212	0	2	13	0	2	6	0	0	7
213-217	7	8	50	3	4	14	0	0	16
218-222	1	1	24	1	3	6	1	2	9
223-227	7	22	52	7	6	14	6	5	20
228-233	1	6	21	1	3	14	1	3	7

Примечание. Условный эффект появился на звонок и свет на 5-м сочетании, на касалку — на 6-м сочетании. Уменьшен суточный рацион на 50%.

На первые применения раздражителей с укороченным временем их действия рефлексы отсутствовали. Условный рефлекс появился на звонок и свет на 5-м, на касалку на 6-м сочетании. В последующие опытные дни величина условных рефлексов возросла, сонливость начала прогрессировать, рефлексы уменьшались и все чаще и чаще исчезали. Уменьшение суточного рациона на 50% вызвало увеличение рефлексов, но через 5 дней снова сонное торможение взяло перевес, и рефлексы начали

...и рефлексов, отставлении на 2-3 сочетания (табл. 6). Сонливость в опытах рассеивалась, время опыта удлинялось, степень величины рефлексов на слабые раздражители с 36-го опыта (табл. 6) уменьшилась (см. табл. 6).

Суммарные величины рефлексов за каждые 20 сек. изолированно

№№ опытов	Звонок			
	20	20	20	20
958-262	15	31	57	4
263-267	4	21	46	3
268-272	16	24	56	2
273-277	0	6	34	0
278-282	7	12	53	1
283-287	5	7	39	3
288-292	2	8	37	1
293-297	2	3	16	0

Уже в период подготовки во время действия раздражителей снижались до повышения корковой фазы. Общеизвестно, что возбуждения и в определенных нервных процессах на высшую нервную систему (Wentink, 1930 и др.) показали, что уменьшение латентности тормозного процесса, так и при действии, то ниже привели оптимальной 0,3-0,5 мг/кг. Фенамиде, а молоко с вод.

уменьшаться и исчезать на свет и касалку, а затем и на звонок. После летнего 4-месячного перерыва опыты начали с практики рефлексов, отставленных на 20 секунд. Рефлексы появились на 2-3 сочетаниях, упрочились с 15—18 опыта (на 30—36 сочетаниях). Сонливость Рябко наступала в интервале между применениями раздражителей. Во время действия раздражителя сонливость рассеивалась, появлялось пищевое возбуждение. С 18-го опыта время изолированного действия раздражителей было постепенно удлинено до одной минуты. На протяжении 35 опытных дней величины рефлексов колебались в значительных пределах, на слабые раздражители рефлексы иногда отсутствовали. Начиная с 36-го опыта (опыты 293-297), величина рефлексов резко уменьшилась (см. таблицу 7).

Таблица 7

Суммарные величины рефлексов в каплях слюны за 5 опытов (10 сочетаний) за каждые 20 сек. изолированного действия условного раздражителя

№№ опытов	Звонок			Свет			Касалка			Суммарная величина рефлекса на		
	20	20	20	20	20	20	20	20	20	Зв.	Св.	К ₁₂
958—262	15	31	57	4	15	20	1	6	26	103	39	33
263—267	4	21	46	3	8	16	0	9	18	71	27	27
268—272	16	24	56	2	10	31	6	15	28	94	43	49
273—277	0	6	34	0	3	23	1	3	9	40	16	13
278—282	7	12	53	1	3	17	1	6	14	72	21	21
283—287	5	7	39	3	2	9	1	5	17	51	14	23
288—292	2	8	37	1	8	14	0	1	15	47	23	16
293—297	2	3	16	0	0	8	0	1	3	21	8	4

Уже в период подготовки к опыту Рябко становился вялым, а во время действия раздражителя засыпал. Рефлексы все чаще и чаще снижались до нуля, собака отказывалась от еды. Для повышения корковой возбудимости мы применили кофеин и фенамин. Общеизвестно, что кофеин стимулирует процесс возбуждения и в определенных дозах нормализует соотношение основных нервных процессов. Что же касается действия фенамина на высшую нервную деятельность собак, то также многие авторы (Wentink, 1938; Кузнецов А. И., 1946; Б. В. Павлов, 1950 и др.) показали, что фенамин в оптимальных дозах вызывает уменьшение латентного периода, усиление возбуждения, ослабление тормозного процесса.

Так как результаты наших опытов как при действии кофеина, так и при действии фенамина получены примерно одинаковые, то ниже приводим лишь данные по влиянию фенамина. Оптимальной дозой для Рябко оказалась доза фенамина 0,3—0,5 мг/кг. Фенамин давался собаке per os в растворенном виде, в молоке с водой за 30—60 мин. до начала опыта.

Опыт 299 от 17. XII 1949 г. Рябко

Время применения р-ля час., мин.	Условный раздражит.		Период запаздывания в сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях на каждые 10 сек.						Всего	Примечание
	Количество примен.	Название		10	10	10	10	10	10		
12.22	598	Зв.	50	0	0	0	0	0	3	3	Сонлив.
12.28	581	Св.	35	0	0	0	1	2	3	6	Сонлив.
12.36	577	K ₁₂	57	0	0	0	0	0	1	1	Спит.
12.40	599	Зв.	35	0	0	0	1	2	3	6	Сонлив.
12.47	582	Св.	—	0	0	0	0	0	0		Спит.
12.54	578	K ₁₂	53	0	0	0	0	0	1	1	Спит, еду не взял.

Опыт 300 от 19. XII 1949 г.

За 60 сек. до опыта дапо 5 мг фенамина (0,4 мг/кг)

12.00	600	Зв.	40	0	0	0	0	3	4	7	Стоит спокойно. Вертится. То же
12.07	583	Св.	2	3	1	3	2	3	3	15	
12.14	579	K ₁₂	5	1	0	1	1	2	2	7	
12.21	601	Зв.	2	3	2	1	2	2	3	13	
12.28	584	Св.	13	0	1	0	1	1	1	4	
12.35	580	K ₁₂	5	1	0	0	1	1	0	3	

Опыт 301 от 20. XII 1949 г.

[illegible]

Опыт 302 от 21. XII 1949 г.

За 65 мин. до опыта дано 5 мг фенамина

12.30	604	ЗВ.	50	0	0	0	0	0	4	4	В интервалах сонлив. Во время действия раз- дражителей периоди- ческая сонливость, а к концу их действия Ряб- ко поворачивался к кормушке, открывал глаза, еду брал сразу.
12.37	587	СВ.	30	0	0	0	3	1	2	6	
12.44	583	K ₁₂	22	0	0	1	3	2	2	8	
12.51	605	ЗВ.	32	0	0	0	1	2	3	6	
12.58	588	СВ.	34	0	0	0	1	1	2	4	
13.05	584	K ₁₂	37	0	0	0	1	1	2	4	

На 4-й день рефлекс

На 4-й день рефлексы снизились до нуля.

Повторные применения фенамина (фенамин был применен 16 раз) дали такие же результаты. В день приема фенамина сонливость несколько раз рассеивалась и рефлексы были налицо, с отменой фенамина сонливость прогрессировала и рефлексы снижались до нуля. После отмены фенамина опыты по

тренировке рефлексов с отставлением на 60 сек. мы практиковали не ежедневно, а через 2—3 дня. При этом гипнотизация несколько уменьшилась, величины рефлексов были непостоянные. Кривая суммарных величин условных рефлексов имела волнообразный характер: рефлексы то повышались, то снова снижались.

Таким образом, нам не удалось у собаки слабого типа выработать стойкие запаздывающие рефлексы на систему раздражителей.

4. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Бобра

Как было уже указано, опыты по выработке у Бобра запаздывающих условных рефлексов сразу при отставлении подкрепления на 3 мин. мы начали в изолированной комнате. Ввиду того, что у Бобра при этом очень быстро начала развиваться сонливость, мы вынуждены были в дальнейшем проводить опыты в присутствии экспериментатора.

Бобр отличался от других подопытных собак большой жадностью. Подаваемую ему порцию мясо-сухарного порошка съедал мгновенно. Применяемые условные раздражители быстро приобретали сигнальные значения для пищевого рефлекса.

В первые опытные дни Бобр был очень беспокойным на станке — метался, все обнюхивал, рассматривал, облизывал и т. д. Уже после нескольких сочетаний условных раздражителей с едой он обнюхивал, лизал условные раздражители, доставал лапами кормушку и т. д., при этом наблюдалась одышка, хаотическое слюноотделение как во время действия условных раздражителей, так и во время пауз между их сочетаниями. В последующие опытные дни общая двигательная реакция постепенно уменьшалась, а двигательнo-пищевая реакция все более и более выделялась и выражалась в нарастании тонуса мышц туловища и движения к достижению кормушки.

Отметим, что в этот период торможение, развившееся в двигательном анализаторе, распространяясь по всей коре головного мозга, и обуславливало сонное состояние Бобра. Однако по мере образования условных рефлексов пищевая возбуждимость нарастала и предохраняла от наступления сонного торможения. Бобр иногда погружался в сонное состояние лишь на время пауз между применением раздражителей. С началом действия условных раздражителей, спустя 1—2 мин., сонливость рассеивалась, двигательнo-пищевая и условно-секреторная реакции у Бобра прогрессивно нарастали к моменту присоединения безусловного раздражителя.

Ход выработки запаздывающих условных рефлексов виден из представленных протоколов опытов и сводной таблицы величин рефлексов (см. табл. 8).

Ниже приводим протокол первого, а затем каждого десятого опыта в период выработки запаздывающих рефлексов у Бобра.

Опыт 1 от 18. V. 1950 г

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.							Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название											
1	2	3	4	5							6	7	8
12.15	1	Зв.	—23	3	2	3	2	1	2	13	II	Вертится, все время смотрит на щель. То же. То же. Сонлив. Сонлив.	
12.22	1	Св.	—57	0	1	0	2	1	1	5	II		
12.29	1	K ₁₂	1.23	0	0	1	1	1	1	4	II		
12.36	2	Зв.	2.14	0	0	0	0	0	2	2	II		
12.43	2	Св.	1.23	0	0	1	1	1	0	3			
12.50	2	K ₁₂	—49	0	1	0	1	1	0	3			

Опыт 10 от 1. VI 1950 г.

11.40	19	Зв.	-35	0	2	3	5	4	5	19	I, I	Все время смотрит в щель. Сонлив. Сонлив. Вертится. Двигательно-пищевая реакция мимолетная.
11.47	19	Св.	-11	2	1	6	2	0	4	9		
11.54	19	K ₁₂	1.35	0	0	0	5	3	4	12		
12.01	20	Зв.	-25	1	3	5	3	3	5	20		
12.08	20	Св.	-6	1	0	0	0	1	4	6	II	
12.15	20	K ₁₂	-25	1	0	1	0	2	3	7	II	

Опыт 20 от 15. VI 1950 г.

11.44	39	Зв.	-20	1	0	8	11	12	10	42	II	Вначале сонлив.
11.51	38	Св.	1.11	0	0	3	5	10	14	32	I	
11.58	38	K ₁₂	1.35	0	0	0	6	4	9	19	II	
12.05	40	Зв.	1.05	0	0	1	0	3	6	10	II	
12.12	39	Св.	1.55	0	0	0	1	2	4	7	II	
12.19	39	K ₁₂	-47	0	1	0	0	5	4	10	II	

Опыт 30 от 5. VII 1950 г.

11.45	59	Зв.	-5	13	9	6	12	12	10	62	I, II	
11.52	57	Св.	-7	6	6	6	9	6	6	39	I	
11.59	57	K ₁₂	1.35	0	0	0	4	4	5	13		
12.06	60	Зв.	-7	6	8	12	12	9	8	55	II	
12.13	58	Св.	-4	4	5	3	6	7	6	31	II	
12.20	58	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	2	7	9		

Опыт 40 от 19. VII 1950 г.

12.05	79	Зв.	-10	5	3	9	9	10	10	46	I, II	Сонлив.
12.12	77	Св.	-35	0	2	2	7	6	4	21	II	
12.19	77	K ₁₂	-10	1	1	6	7	5	6	26	II	
12.26	80	Зв.	-32	0	3	9	9	9	9	39	II	
12.33	78	Св.	-50	0	1	0	3	6	7	17	II	
12.40	78	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	3	5	8	I	

12.00	99	Зв.	1.15
12.07	97	Св.	-10
12.14	97	K ₁₂	-33
12.21	100	Зв.	-15
12.28	98	Св.	-5
12.35	98	K ₁₂	-40

Опыт 60 от 1

10.30	119	Зв.	-20
10.37	119	Св.	-10
10.44	117	K ₁₂	-7
10.51	120	Зв.	-7
10.58	120	Св.	3
11.05	118	K ₁₂	2.25

10.40	139	Зв.	-30
10.47	139	Св.	2.20
10.54	137	K ₁₂	1.05
11.01	140	Зв.	4
11.08	140	Св.	2.02
11.15	138	K ₁₂	-35

Перед опытом д

10.30	159	Зв.	-3
10.37	159	Св.	-
10.44	157	K ₁₂	1.2
10.51	160	Зв.	2.2
10.58	160	Св.	1.1
11.05	158	K ₁₂	1.1

10.50	179	Зв.	2
10.57	179	Св.	2
11.04	177	K ₁₂	2
11.11	180	Зв.	2
11.18	180	Св.	2
11.25	178	K ₁₂	2

11.00	199	Зв.	2
11.07	199	Св.	2
11.14	197	K ₁₂	2
11.21	200	Зв.	2
11.28	200	Св.	2
11.35	198	K ₁₂	2

В табл. 8
ного слюноотд
9 - П. Д. Хар

Опыт 50 от 31. VII 1950 г.

1	2	3	4	5					6	7	8
12.00	99	Зв.	1.15	0	0	3	10	18	15	46	II
12.07	97	Св.	-10	1	1	4	2	4	3	15	
12.14	97	K ₁₂	-33	0	3	8	9	6	6	32	I, II
12.21	100	Зв.	-15	3	1	6	5	4	6	25	
12.28	98	Св.	-5	2	0	0	2	1	6	11	
12.35	98	K ₁₂	-40	0	1	6	6	8	8	29	Дремлет.

Опыт 60 от 18. IX 1950 г. (10-й опыт после перерыва)

10.30	119	Зв.	-20	1	11	17	13	14	13	69	I, II
10.37	119	Св.	-10	3	3	2	5	7	7	27	I, II
10.44	117	K ₁₂	-7	3	5	9	10	7	5	39	II
10.51	120	Зв.	-7	4	5	7	8	12	9	45	I, II
10.58	120	Св.	-3	3	4	5	6	6	7	31	I, II
11.05	118	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	7	8	II

Дремлет.

Опыт 70 от 29. IX 1950 г.

10.40	139	Зв.	-30	0	3	4	4	9	12	32	I, II
10.47	139	Св.	2.20	0	0	0	0	2	4	6	
10.54	137	K ₁₂	1.05	0	0	1	2	5	8	16	II
11.01	140	Зв.	-45	0	1	0	1	8	11	21	II
11.08	140	Св.	2.02	3	0	4	8	8	5	28	I, II
11.15	138	K ₁₂	-35	0	1	0	0	5	5	11	II

Дремлет.

Опыт 80 от 14. X 1950 г.

Перед опытом два дня Бобр получал половину суточного рациона

10.30	159	Зв.	-37	0	8	11	17	24	18	78	I, I	Сильное пищевое возбуждение.
10.37	159	Св.	--	0	0	0	0	0	0			Лижет лампу.
10.44	157	K ₁₂	1.20	0	0	3	9	12	6	30	II	
10.51	160	Зв.	2.28	0	0	0	0	1	9	10	II	
10.58	160	Св.	1.10	0	0	2	5	5	6	18	II	
11.05	158	K ₁₂	1.07	0	0	1	6	11	7	18	II	

Опыт 90 от 27. X 1960 г.

10.50	179	Зв.	2.08	0	0	0	0	8	15	23	II	
10.57	179	Св.	2.00	0	0	0	0	5	10	15		Дремлет.
11.04	177	K ₁₂	2.45	0	0	0	0	0	8	8		Тоже.
11.11	180	Зв.	-05	5	1	3	9	14	12	44	I	
11.18	180	Св.	2.28	0	0	0	0	3	12	15	II	
31.25	178	K ₁₂	1.82	0	0	0	4	8	9	21	I, II	

Дремлет.
Тоже.

Опыт 100 от 11. XI 1950 г.

11.00	199	Зв.	2.12	0	0	0	0	6	16	22	I, II	
11.07	199	Св.	2.35	0	0	0	0	0	6	6	I	
11.04	197	K ₁₂	2.22	0	0	0	1	4	5	9	I	
11.21	200	Зв.	-42	0	1	1	0	4	11	17	II	
11.28	200	Св.	2.50	0	0	0	0	0	4	4	-	Сонлив.
11.35	198	K ₁₂	2.45	0	0	0	0	0	5	5	-	Сонлив.

Сонлив.
Сонлив.

В табл. 8 приведены среднеарифметические величины условного слюноотделительного рефлекса в каплях слюны за каж-

дые 10 сочетаний (5 опытов) звонка, света и касалки с едой порции мясо-сухарного порошка. В таблице приведены данные 100 опытов (50 опытов до летнего перерыва и 50 опытов после летнего перерыва) за период с 18.V по 12.XI 1950 г.

Таблица 8

Средние величины условного слюнного эффекта в каплях из пяти опытов (10 сочетаний) за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя

№№ опытов от - до	Звонок			Свет			Касалка		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1—5	2,1	2,7	2,9	2,9	2,2	1,7	0,6	1,0	1,6
6—10	3,2	7,2	8,0	3,6	3,5	5,1	1,3	2,2	4,7
11—15	2,2	7,0	8,3	1,3	1,3	5,6	2,0	3,0	4,7
16—20	3,0	8,9	12,7	1,7	5,3	10,2	1,1	3,1	7,9
21—25	2,1	8,6	14,8	2,7	5,1	8,9	2,5	4,8	9,0
26—30	7,7	12,7	17,8	3,5	6,0	11,1	0,8	4,0	10,3
31—35	5,2	9,8	13,8	2,2	2,6	6,2	2,8	5,6	11,1
36—40	5,2	12,3	16,7	2,8	4,7	9,2	0,9	3,5	8,3
41—45	4,1	9,3	18,4	0,8	3,4	6,0	5,2	6,1	7,8
46—50	4,6	12,3	18,9	2,5	3,1	9,3	1,9	7,1	10,7

Летний перерыв 35 дней

51—55	4,3	8,7	15,1	3,6	4,5	8,9	0,5	4,9	11,5
56—60	6,4	13,7	21,5	5,5	6,2	10,3	4,0	8,5	11,0
61—65	3,8	8,4	19,4	3,3	5,3	12,1	2,0	5,6	16,9
61—70	2,4	4,3	18,8	2,0	4,3	9,5	0,7	4,0	9,8
71—76	0,7	3,5	18,8	2,1	1,6	7,0	0,2	3,9	10,8
77—81	0,8	3,8	15,0	1,4	2,2	6,2	0,2	5,1	11,7
82—87	0,5	3,3	23,1	0,9	2,4	13,0	0,5	5,9	13,3
90—95	2,7	5,9	21,8	0,9	1,9	10,8	1,4	3,8	10,8
96—100	0,6	1,8	22,3	0,5	2,1	10,1	0,0	0,7	9,1

Примечание. Опыты 73, 85, 88, 89 и 94 не учтены, так как в них испытывали влияние посторонних раздражителей.

Как видно из приведенных протоколов опытов и данных таблицы 8, по мере выработки условных рефлексов с 1-го по 30-й опыт величина условного слюноотделительного эффекта на применяемые условные раздражители постепенно нарастала, причем за 1-ю мин. значительно в меньшей степени, чем за 2-ю и 3-ю мин. Затем с 30-го по 50-й опыт происходило уменьшение условного слюнного эффекта за 1-ю мин. Величина условного эффекта за 3-ю мин. на звонок и касалку даже несколько возросла, на свет — осталась в пределах прежних колебаний.

После летнего 35-дневного перерыва величина рефлексов в первые опытные дни была несколько меньшей, чем в опытах перед перерывом, после перерыва в 10 первых опытах (51—60) имело место нарастание величины условного эффекта за 1-ю, 2-ю и 3-ю мин. изолированного действия условных раздражи-

телей, а затем в последующих опытах (с 61-го) прогрессивное снижение величины условного эффекта за 1-ю и 2-ю мин. до полного исчезновения за 1-ю мин. Величина же условного эффекта за 3-ю мин. осталась в пределах прежних колебаний. Ход восстановления з. у. р. после летнего перерыва, как бы в более сжатом виде, повторил характер их выработки до перерыва.

Привлекает внимание то, что у Бобра суммарные величины условных эффектов на звонок, свет и касалку являются прекрасной иллюстрацией закона силовых отношений. Если же сравнить величины условных эффектов за каждую минуту изолированного действия применяемых условных раздражителей, то видно, что это различие обусловлено, главным образом, величиной условного эффекта за 3-ю минуту.

С развитием запаздывания вначале подавляется эффект за 1-ю, а затем 2-ю мин. изолированного действия условного раздражителя, причем величины условных эффектов уменьшаются (уравнительная фаза), а иногда извращаются по отношению к физической силе условного раздражителя (парадоксальная фаза), т. е. развитие запаздывательного торможения осуществляется через ряд гипнотических фаз (см. опыт 6—10; 21—25; 41—45).

Выработка з. у. р. у Бобра на систему условных раздражителей показала, что развить запаздывание и особенно сбалансировать процесс торможения и возбуждения было нелегко для нервной системы Бобра. Характерно, что почти с первых же опытов, в ответ на применяемые условные раздражители, независимо от их физической силы, наблюдалось запаздывание условнорефлекторных эффектов; полное же торможение в начальный период действия условных раздражителей развилось постепенно и почти с одинаковой скоростью на все условные раздражители (см. табл. 8).

С 70-го опыта, т. е. с 140-го применения звонка, фаза торможения чаще всего была полной и длилась 1—1,5 мин., затем сменялась на прогрессивно нарастающую (до момента присоединения безусловного раздражителя) фазу возбуждения. Фаза торможения при действии света или касалки была длительнее — чаще всего условный эффект наступал спустя 1,5—2 мин. после начала действия условного раздражителя.

Для Бобра характерна неустойчивость длительности фазы торможения з. у. р. Незначительное повышение тонуса коры головного мозга приводило к большей или меньшей степени растормаживания запаздывания и к резкому увеличению условного эффекта в 2—3 раза (с 30—40 до 100 капель слюны за 3 мин. изолированного действия звонка), а при двухсуточном голодании такое же увеличение условного эффекта сопровождалось еще и сильной двигательной-пищевой реакцией. Повышая возбудимость пищевого центра Бобра голоданием, мы не смог-

ли достигнуть предела выносливости его корковых клеток к процессу возбуждения.

С другой стороны, снижение тонуса возбудимости коры приводило к удлинению фазы запаздывания, уменьшению эффекта фазы возбуждения. Причем, как правило, при этом наступала сонливость, изредка Бобр даже засыпал, и условный эффект отсутствовал за все 3 мин. отставления. Однако в этих случаях при подаче кормушки Бобр очень быстро просыпался и съедал порцию мясо-сухарного порошка.

Как упоминалось, двигательный компонент пищевого рефлекса в начале опытов был сильно усложнен общей двигательной-пищевой реакцией. Позже общая двигательная реакция проявлялась лишь в период подготовки к опыту. После подготовки Бобра к опыту, удаления экспериментатора он успокаивался, принимал позу «ожидания» раздражителя. У Бобра очень быстро устанавливались связи между раздражителем и кормушкой. В первых опытах на первый момент действия раздражителей он реагировал двигательной-пищевой реакцией вначале на раздражители, а затем на кормушку. Двигательная реакция с стороны раздражителя быстро затормозилась, она появлялась иногда и лишь на применение звонка на первом месте в системе раздражителей. На применение раздражителей Бобр реагировал двигательной-пищевой реакцией лишь на кормушку. По мере развития запаздывания условно-секреторной реакции запаздывала и двигательная реакция: она наступала одновременно с появлением секреторной реакции. Иногда, с развитием гипнотизации Бобра, секреторная реакция даже несколько предшествовала двигательному компоненту, т. е. имело место разъединение секреторного и двигательного компонентов условного пищевого рефлекса.

5. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Букета

Выработку запаздывающих условных рефлексов у Букета начали сразу с отставления подкрепления на полторы минуты. Впервые условные ответные реакции на условные раздражители появились во втором опыте на четвертое сочетание. Величина условных реакций в каплях слюны за каждые полминуты составляла: на звонок — 0-2-1, на свет — 1-1-0, на касалку — 0-0-1. В последующих пяти опытах величина условного эффекта та на звонок несколько возрастала, тогда как на свет и на касалку условный эффект часто отсутствовал вовсе.

Начиная с седьмого опыта, т. е. с 14-го сочетания, все чаще и чаще появлялся условный эффект на свет, на касалку, и величина его постепенно увеличивалась.

Динамика выработки з. у. р. у Букета видна из табл. 9, в которой приведены среднеарифметические величины условных рефлексов за каждые 5 опытов (10 сочетаний).

Среднеарифметич.
за каждые полминуты
№ опыта
от—до

1—5
6—10
11—15
16—20
21—25

Из приведенных опытов
начальных опытов
жения всего
дражителей.
развивается
в опыт велич
ленно за 3-
ный рефлекс
Величин
в табл. 10.

за каждые

Дата опыта

21.1. 1950 г.

23.1 1950

24.1. 1950 г.

25.1. 1950

26.1. 1950

Суммарная

Среднеарифметич.
величины

Протокол
(53-54 с.
минуте

Таблица 9

Среднеарифметические величины условного эффекта в каплях слюны за каждые полминуты изолированного действия условных раздражителей

№№ опытов от—до	Звонок			Свет			Касалка		
	30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"
1—5	1,1	1,2	1,0	0,4	0,4	0,4	0,2	0,3	0,3
6—10	0,8	1,3	1,9	0,0	0,4	0,6	0,8	0,9	1,7
11—15	0,6	1,7	5,3	0,6	1,2	1,9	0,4	1,1	2,9
16—20	1,0	3,2	7,2	0,7	0,9	2,3	0,7	1,3	3,0
21—25	1,5	3,9	9,0	0,4	1,4	4,0	0,2	2,0	4,2

Из приведенных величин рефлексов видно, что в пяти начальных опытах незначительное слюноотделение было на протяжении всего времени изолированного действия условных раздражителей. С шестого опыта от начала выработки рефлексов развивается запаздывание, выражающееся в том, что из опыта в опыт величины условных рефлексов нарастают за 2-ю и особенно за 3-ю полминуты, тогда как за 1-е полминуты условный рефлекс все чаще и чаще отсутствовал.

Величины условных рефлексов в 26-30 опытах приведены в табл. 10.

Таблица 10

Величины условных рефлексов в каплях слюны за каждые полминуты изолированного действия условных раздражителей

Дата опыта	№ опыта	Количество сочет.	Звонок			Свет			Касалка		
			30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"	30"
21.I. 1950 г.	26	51	3	6	12	0	2	3	1	1	3
		52	2	3	8	0	4	5	0	1	1
23.I 1950 г.	27	53	0	3	9	2	0	2	0	0	4
		54	0	1	7	0	0	2	0	0	2
24.I. 1950 г.	28	55	0	6	10	0	2	8	0	0	6
		56	0	2	7	0	0	0	0	0	2
25.I. 1950 г.	29	57	0	5	16	1	1	5	0	0	3
		58	0	2	6	0	2	3	0	1	4
26.I. 1950 г.	30	59	0	0	13	0	2	4	0	2	6
		60	0	2	5	0	1	3	0	2	3
Суммарная величина . . .			5	30	93	3	14	35	1	7	34
Среднеарифметическая величина			0,5	3,0	9,3	0,3	1,4	3,5	0,1	0,7	3,4

Протоколы опытов показывают, что, начиная с 27-го опыта (53-54 сочетания), условнорефлекторная реакция на 1-й полминуте отсутствовала, она наступала на 2-й и прогрессивно

нарастала к концу 3-й, т. е. к моменту присоединения безусловного раздражителя.

Таким образом, у Букета легко образовались и упрочились з. у. р. на систему раздражителей, действовавших изолированно в течение полуторы минуты. Скорость выработки з. у. р., как это следует из приведенных данных (табл. 9, 10), не зависела от физической силы применяемых условных раздражителей. Различие состояло лишь в том, что фаза торможения на кожно-механический и световой раздражители была значительно длиннее, чем на звуковой.

После того, как у Букета образовались з. у. р. при отставлении безусловного раздражителя на 1,5 мин., мы начали удлинять время изолированного действия условных раздражителей. Для этого ежедневно время изолированного действия условных раздражителей удлиняли на 5 сек. Через 18 опытных дней время изолированного действия условных раздражителей было доведено до 3 минут. По мере удлинения времени изолированного действия условных раздражителей начало условных реакций постепенно запаздывало. При этом очень часто появлялась сонливость и условные рефлексы отсутствовали, или же раньше появлялась двигательно-пищевая реакция и рефлексы растормаживались.

С 48-го опыта, 2.II 1950 г., после удлинения отставления до 3-х минут, начали ежедневную тренировку запаздывающих реф-

Таблица 11
Среднеарифметические величины условных рефлексов в каплях слюны из пяти опытов (10-ти сочетаний) за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя

№№ опытов от—до	Звонок			Свет			Касалка		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
48—52	1,3	2,1	4,9	1,6	2,0	2,0	1,3	2,3	4,9
53—57	2,4	5,3	11,2	1,6	2,2	3,8	0,6	2,9	6,6
58—62	2,5	8,3	12,8	2,0	4,1	7,4	2,0	5,0	7,4
63—67	5,0	9,7	11,6	4,8	6,3	9,9	4,2	4,9	6,5
68—72	4,9	8,4	10,9	5,2	6,6	4,3	2,7	4,4	5,9
73—77	6,4	9,3	10,4	4,6	5,6	6,2	3,3	5,2	5,9
79—83	1,3	3,4	7,3	0,8	1,7	2,5	0,3	2,2	4,6
84—88	2,0	5,5	10,5	0,9	3,7	6,7	0,9	3,5	6,5
89—95	1,9	6,3	7,5	0,3	2,6	6,0	1,1	2,3	6,0
96—100	2,0	3,0	9,4	0,7	1,5	4,9	1,5	3,1	6,3
102—107	1,1	3,3	14,0	0,3	2,4	6,6	0,8	3,0	7,7
108—113	2,4	5,1	14,9	0,6	2,1	3,8	2,3	4,1	6,8
114—119	2,4	5,8	16,1	1,6	2,9	9,0	1,0	5,3	7,5
120—124	1,5	4,9	14,5	1,4	2,3	5,8	2,5	4,2	6,9
125—130	1,6	1,6	10,7	0,1	0,5	6,1	0,1	2,3	7,6

Примечание. Опыты 91, 92, 101, 103, 109, 118, 129 не учтены, так как в них испытывалось влияние посторонних раздражителей на з. у. р.

лексов. В первых десяти опытах (48—57) период запаздывания имел тенденцию к удлинению, а в опытах же 58—63 время запаздывания укоротилось, и величина условных эффектов за первые полторы минуты стала такой же, как и до удлинения времени изолированного действия условных раздражителей. С 64-го опыта слюноотделение было сплошным, фаза запаздывания стала несовершенной. Такой характер запаздывающих рефлексов наблюдался в 15 опытах (64—78). В последующие же опытные дни запаздывание начало постепенно усиливаться.

Приводим средние величины условных рефлексов за каждые 5 опытов (10 сочетаний). Опыты с 21.II по 10.VII 1950 г. (см. табл. 11).

Приведенная таблица свидетельствует о том, что почти во всех случаях максимум секреции был за 3-ю, а минимум за 1-ю минуту изолированного действия условных раздражителей.

Удлинение времени изолированного действия условных раздражителей с полуторы до трех минут нарушило восстановившееся соотношение торможения и возбуждения в запаздывающих рефlekсах. Тормозная фаза рефlekса то удлинялась, то резко укорачивалась (растормаживалась). В первые опытные дни применения отставленных на 3 минуты рефlekсов у Букета часто возникала повышенная возбудимость, появлялась одышка, увеличивалось усиленное слюноотделение, нарушалось нормальное течение запаздывающих рефlekсов (см. табл. 11, опыты 48—77). С 79-го опыта наступило развитие запаздывания, и нервная система возбудимого Букета уравнивала новые временные взаимоотношения процесса торможения и возбуждения, т. е. выработались типичные запаздывающие рефlekсы на систему раздражителей при отставлении подкрепления на три минуты (табл. 11, опыты 79—130).

Запаздывание двигательного компонента условно-пищевой реакции было менее совершенным. Двигательная реакция на раздражитель и на кормушку часто появлялась в первый момент действия раздражителей, иногда же она появлялась несколько раз (Букет поглядывал то на раздражитель, то на кормушку) задолго до появления секреторной реакции.

В летнее время у Букета началась одышка, слюноотделение стало сплошным, однако запаздывающий характер рефlekсов сохранялся. После летнего перерыва (35 дней), в первый же опытный день и в следующие дни наблюдались типичные з. у. р. с более или менее постоянной по длительности фазой торможения.

Для Букета было характерным то, что фаза торможения з. у. р. оказалась очень лабильной, легко растормаживаемой. Уже незначительные внешние раздражители вызывали растормаживание запаздывания, причем характер растормаживания как бы восстанавливал прежнюю картину з. у. р. при отставлении подкрепления на полторы минуты. Легкость расторма-

живания запаздывания, по-видимому, связана с предварительной практикой выработки у Букета з. у. р. на полутораминутное отставление.

6. Выработка запаздывающих условных рефлексов у Фока

У Фока были выработаны совпадающие условные рефлексы, которые затем были переделаны в отставленные на 30 сек. После упрочения отставленных на 30 сек. условных рефлексов, время изолированного действия условных раздражителей было постепенно удлинено до 1,5 минуты. Запаздывающие рефлексы с отставлением на 1,5 минуты также были упрочнены, после чего экстренно удлинили время изолированного действия условных раздражителей еще на 1,5 мин.; таким образом, отставление было доведено до 3 мин.

Совпадающие условные рефлексы у Фока образовались очень быстро. К 20-му сочетанию звук звонка, свет лампы и кожно-механическое раздражение приобрели свойства условных сигналов для пищевой слюноотделительной реакции.

Переделка совпадающих условных рефлексов в отставленные на 30 сек. произошла быстро. Уже к 15-му опыту, после того, как отставление было доведено до 30 сек., рефлексы стали постоянными, величины условных эффектов колебались в незначительных пределах на звонок, а на свет и касалку колебания были довольно значительными (см. протоколы опытов 29 и 30).

Опыт 29 от 12. X 1949 г.

Время применения раздр. час., мин.	Количество сочетаний	Условн. раздражители	Период запаздыван. в сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 10 сек.			Всего	Двигательно-пищевая реакция	Примечание
				10	10	10			
10.38	57	Зв.	— 4	4	6	11	21	I, II	В интервале скулит. То же.
10.45	57	Св.	— 6	2	3	4	9	I, II	
10.52	57	K ₁₂	— 6	2	3	5	10	I, I	
10.59	58	Зв.	— 4	4	7	7	18	I, II	
11.06	58	Св.	— 12	0	2	5	7	I, II	
11.13	58	K ₁₂	— 15	0	1	3	4	I, II	

Опыт 30 от 13. X 1949 г.

Время применения раздр. час., мин.	Количество сочетаний	Условн. раздражители	Период запаздыван. в сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 10 сек.			Всего	Двигательно-пищевая реакция	Примечание
				10	10	10			
10.10	59	Зв.	— 6	2	7	11	20	I, II	Повысилась общая возбудимость, скулит. В интервале скулит. Лапами царапает кормушку. То же. То же. То же.
10.17	59	Св.	— 8	4	3	7	14	I, II	
10.24	59	K ₁₂	— 12	0	2	3	5	I, II	
10.31	60	Зв.	— 5	2	6	10	18	I, I	
10.38	60	Св.	— 23	0	0	3	3	I, II	
10.45	60	K ₁₂	— 8	1	2	4	7	I, II	

После 30 опытов стали ежедневно удлинять время изолированного действия условных раздражителей на 5 сек., и через 12 опытных дней оно было удлинено еще на 1 мин., т. е. всего на 1,5 минуты. При этом происходило и нарастание величины рефлексов (см. опыт 29, 30 и 42).

Опыт 42 от 28. X 1949 г.

Время применения раздр. час., мин.	Количество сочетаний	Условн. раздражители	Период запаздыван. в сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 10 сек.			Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
				30	30	30			
10.23	83	Зв.	— 2	13	16	9	38	I, II	
10.30	83	Св.	— 9	4	3	6	13	I, II	
10.37	82	K ₁₂	— 11	3	6	9	18	I, II	
10.44	84	Зв.	— 11	9	9	10	28	I, II	
10.51	84	Св.	— 5	8	10	6	24	I, II	
10.58	83	K ₁₂	— 5	5	6	9	20	I, II	

В первые опытные дни упрочения отставленных на 1,5 минуты условных рефлексов имело место значительное колебание величины слюноотделительного эффекта за 2-е полминуты изолированного действия условных раздражителей. Величина слюноотделительного эффекта за 2-е полминуты чаще всего была большей, чем за 3-и полминуты. По мере тренировки этих рефлексов максимум секреции переместился на 3-и полминуты (см. протокол опыта 46).

Опыт 46 от 2. XI. 1949 г.

Время применения раздр. час., мин.	Количество сочетаний	Условн. раздражитель	Период запаздывания в сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.			Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание
				30	30	30			
10.45	91	Зв.	— 15	7	16	21	44	I, II	
10.52	91	Св.	— 11	2	7	9	18	I, II	
10.59	90	K ₁₂	— 9	5	14	16	35	I, II	
11.06	92	Зв.	— 4	11	13	14	38	I, II	
11.13	92	Св.	— 3	7	8	9	24	I, II	
11.20	91	K ₁₂	— 7	4	6	6	16	I, II	

Скулит
После еды скулит
То же

Опыт 53/1 от 12.XI 1949 г.

Время. применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период за-пад. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.							Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название											
1	2	3	4	5							6	7	8
10.29	105	Зв.	— 3	12	14	13	6	8	7	60	1, 1	В интервалах сонлив. скулит, вертится. Сонлив. Лапой достает кор- мушку. С 4-й полминуты ску- лит, вертится. То же.	
10.36	105	Св.	2.40	0	0	0	0	0	2	2			
10.43	104	K ₁₂	— 25	1	3	2	2	1	2	11			
10.50	106	Зв.	8	5	7	10	5	3	5	35			
10.57	106	Св.	51	1	2	5	3	2	4	17			
11.14	105	K ₁₂	— 15	1	3	6	2	6	4	22			

Опыт 54/2 от 15.XI 1949 г.

10.19	107	ЗВ.	-20	3	5	8	5	4	9	34	I, II	Одышка. То же. Скулит, вертится. одышка.
10.26	107	СВ	40	0	4	6	4	8	2	24	I, II	
10.30	106	K ₁₂	-35	0	6	3	7	3	6	25	I, II	
10.40	108	ЗВ.	2	9	9	6	10	3	9	46	I, II	
10.47	108	СВ.	10	3	2	3	5	5	8	26		
10.54	107	K ₁₂	10	4	3	8	6	7	4	32		

В 53-м опыте экстренно удлиннили время отставления до трех минут (см. протокол опытов 53, 54).
Как видно из протокола 53

Как видно из протокола 53-го опыта, за первые полторы минуты действия звонка выделилось 39 капель слюны, т. е. наблюдался обычный отставленный условный рефлекс. Двигатель-но-пищевая реакция при этом была также обычной. Ввиду того, что по истечении 3-й полминуты действия звонка не последо-вало подкрепления, у Фока возникла сильнейшая двигательная реакция. Он вертелся, скулил, пытался достать лапами кормуш-ку и т. д., а к концу 6-й полминуты действия звонка успокоился, развилась легкая сонливость, что и сказалось на действии све-тового раздражителя. Действие последующих раздражителей рассеяло сонливость, и рефлексы значительно возросли. В по-следующие опытные дни во время действия условных раздра-жителей общая двигатель-но-пищевая реакция то появлялась, то исчезала. Понижение пищевой возбудимости вело к сонливости и исчезновению условных рефлексов.

Величина условного эффекта на каждую минуту изолированного действия условного раздражителя была непостоянной и колебалась в значительных пределах. Период запаздывания был также непостоянным: он колебался от нескольких секунд

Среднеарифметические величины
за каждую минуту изоляции

Звонок	
2	

№ опыта	1	2
53/3—59/7	13,8	11,6
60/8—64/12	5,9	7,5
65/15—71/19	5,3	9,5
72/20—78/26	3,8	5,9
89/37—93/41	3,9	5,2
95/43—98/46	3,7	4,7
		Пер
	5,7	5,7
	1,0	1,3

Таблица 12

Среднеарифметические величины условного слюнного эффекта в каплях
из пяти опытов (10 сочетаний)
за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя.

№№ опытов от—до	Звонок			Свет			Касалка			Примечание
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
55/3—59/7	13,8	11,6	11,7	5,5	4,3	8,2	5,2	4,8	5,6	Опыты 73/21, 75/23 не учтены
60/8—64/12	5,9	7,5	8,0	4,6	4,4	5,3	3,9	4,1	6,8	
67/15—71/19	5,3	9,5	8,2	3,1	2,6	3,1	2,1	3,1	3,3	
72/20—78/26	3,8	5,9	6,9	2,7	2,4	4,3	2,3	2,0	4,0	
79/27—83/31	3,9	5,2	6,7	1,5	2,0	5,4	0,9	2,2	3,0	
84/32—87/35	3,7	4,7	9,1	2,8	3,0	6,1	1,4	2,8	4,8	
Перерыв в работе 47 дней										
89/37—93/41	5,7	5,7	6,5	4,7	6,4	5,5	3,9	5,6	5,5	
95/43—98/46	1,0	1,3	5,0	2,3	1,0	3,0	1,7	0,8	2,0	

до 1-й минуты. Среднеарифметические величины рефлексов за каждые пять опытов приведены в табл. 12.

Рассмотрение данных, приведенных в табл. 12, говорит о том, что величина условных рефлексов постепенно снижается за 1, 2 и 3-ю минуты изолированного действия условных раздражителей. В опытах 53/3—59/7 условный эффект на звонок был значительно выше за 1-ю, чем за 2-ю и 3-ю минуты.

В опытах 60/8—64/12 наблюдалось некоторое нарастание величины условного эффекта к концу времени изолированного действия звонка; в опытах же 67/15—71/19 величина условного эффекта за 2-ю минуту была большей, чем за 1-ю и 3-ю минуты, а с опыта 72/20 чаще наблюдалось нарастание величины условного эффекта к концу изолированного действия звонка.

Кривая слюноотделения на свет в опытах 55/3—78/26 часто имела форму параболы, т. е. за 2-ю мин. величина условного эффекта была меньшей, чем за 1-ю и 3-ю минуты. С 79/27 опыта (5-ая пятидневка) появилось запаздывание условного эффекта и нарастание его величины к концу изолированного времени действия света.

Параболическая форма кривой условного слюноотделения иногда наблюдалась и при действии касалки (опыты 55/3—59/7, 72/20—78/26).

47-дневный перерыв в работе не улучшил состояния работы з. у. р. у Фока. Вначале рефлекс были несколько увеличены (опыты 89/37—93/41), а затем они значительно снизились (опыты 95/43—98/46). На свет и кожно-механический раздражитель величина условного эффекта за 2-ю мин. вначале была большей, а затем меньшей, чем за 1-ю и 3-ю мин. Запаздывание было несовершенным.

Таким образом, отставление безусловного раздражителя начала действия условного на 1,5 минуты было предельным для нервной системы Фока при данных условиях выработки з. у. р. С удлинением же времени изолированного действия условных раздражителей до 3 мин. для нервной системы Фока стало непосильным развить торможение и уравновесить его во времени с процессом возбуждения.

Предварительная выработка условных рефлексов — совпадающих, отставленных на 30 сек., а затем отставленных на 1,5 минуты — упрочила процесс возбуждения в начальный период времени действия условных раздражителей, и теперь при удлинении времени их действия стойкий процесс возбуждения.

Таблица 13
Ход образования запаздывающего условного рефлекса

Дата опыта	№ опыта	№ применения зуммера	Величина условных рефлексов в каплях слюны за каждую минуту		
			1	2	3
19.VI 1952 г.	459	1	16	5	5
		2	7	4	2
20.VI 1952 г.	460	3	14	5	4
		4	6	7	5
24.VI 1952 г.	461	5	10	8	6
		6	8	9	2
25.VI 1952 г.	462	7	12	9	3
		8	11	6	3
26.VI 1952 г.	463	9	15	10	11
		10	10	10	6
27.VI 1952 г.	464	11	6	6	6
		12	5	3	5
1.VII 1952 г.	466	13	3	6	8
		14	4	5	5
2.VII 1952 г.	467	15	13	8	6
		16	1	4	7
3.VII 1952 г.	468	17	9	7	6
		18	8	7	9
4.VII 1952 г.	469	19	11	17	8
		20	7	10	6
5.VII 1952 г.	470	21	7	7	12
		22	6	12	9
7.VII 1952 г.	471	23	10	9	15
		24	7	12	9
9.VII 1952 г.	472	25	11	14	14
		26	9	9	9
10.VI 1952 г.	473	27	10	13	14
		28	8	10	8
11.VII 1952 г.	474	29	8	16	12
		30	8	11	7
12.VII 1952 г.	475	31	4	5	6
		32	2	5	7
14.VII 1952 г.	476	33	5	9	11
		34	8	11	9

7. Выработка запаздывающего условного рефлекса. После более чем 30 сек. условного действия звука зуммера. В течение 10-ти минут и десяти минут. Уже на первом условном рефлексе. В течение 17 опытов. Как видно из таблицы. За 1-ю минуту. За 2-ю и 3-ю минуты. За 3-ю минуту. 1-й минуты изолированного. 1-й минуты величина секретции. Чем за 1-ю и 3-ю минуты. Чале нарастала, а к концу или же кривая секретции. И к концу действия условного. В некоторых случаях. Величины секретции к раздражителю (см. приме

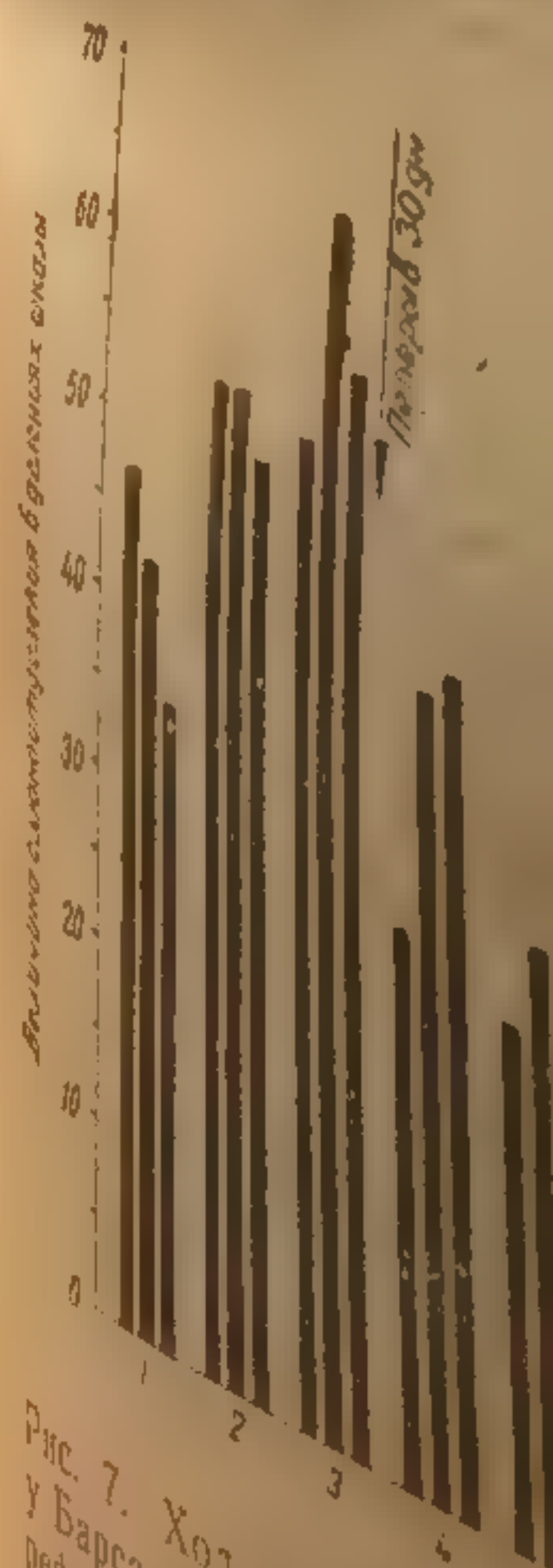


Рис. 7. Ход выработки у Барса на звук сирены условных рефлексов. На графике изображены 10-ти опытов. Стали условного раздражителя

возникавший с началом действия условных раздражителей противодействовал развитию запаздывательного торможения.

7. Выработка запаздывающего условного рефлекса у Барса

После более чем трехлетней практики отставленных на 30 сек. условных рефлексов у Барса начали выработку з. у. р. на звук зуммера. Звук зуммера применяли дважды в опыте на пятом и десятом месте в системе рефлексов, отставленных на 30 сек. Уже на первое применение звука зуммера налицо был условный рефлекс. В табл. 13 приведены величины условного рефлекса в 17 опытах.

Как видно из таблицы 13, вначале величина условной секреции за 1-ю минуту была значительно выше величины секреции за 2-ю и 3-ю минуты. Затем все чаще и чаще величина секреции за 3-ю минуту начинает превалировать над величиной секреции 1-й минуты изолированного действия звука зуммера. За 2-ю минуту величина секреции была большей, а иногда и меньшей, чем за 1-ю и 3-ю минуты, т. е. кривая условной секреции вначале нарастала, а к концу действия раздражителя снижалась, или же кривая секреции вначале нарастала, затем снижалась и к концу действия условного раздражителя снова повышалась. В некоторых случаях имело место постепенное нарастание величины секреции к моменту присоединения безусловного раздражителя (см. применения 13, 16, 31, 32, 33). На этом

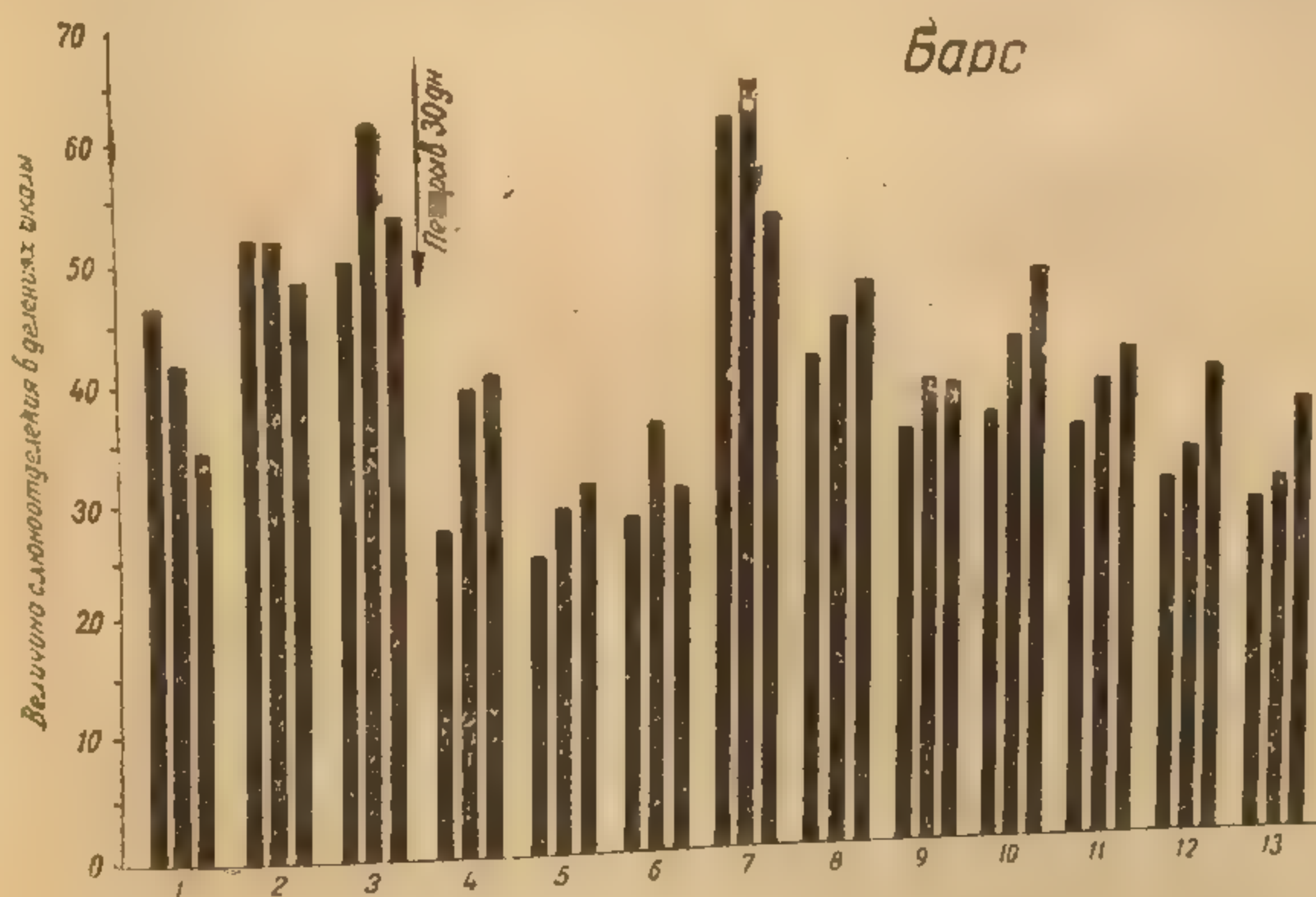


Рис. 7. Ход выработки запаздывающего условного рефлекса у Барса на звук силой 60 дб в системе отставленных на 30 сек. рефлексов. На графике представлены среднеарифметические величины из 10-ти опытов за каждую минуту изолированного действия условного раздражителя. Цифры по оси абсцисс — обозначения десятидневок.

опыты по выработке у Барса запаздывающего рефлекса были прерваны.

В течение года Барс служил для лекционных демонстраций условных рефлексов. Затем, в условиях звуконепроницаемой камеры, мы снова начали вырабатывать у Барса запаздывающий условный рефлекс сразу с отставлением подкрепления на 3 мин. теперь уже на звук средней интенсивности (60 дб.) и дифференцировку на слабый звук генератора (45 дб.). К этому времени у Барса возникло хроническое заболевание касалочного пункта кожного анализатора, которое выражалось в бурной двигательной-оборонительной реакции Барса не только на применение отрицательной, но и положительной касалки. В связи с этим положительная и отрицательная касалки были исключены из системы раздражителей.

Раздражители применялись в таком порядке: звонок—средний звук—слабый звук (дифференцировка)—звонок—свет—средний звук. В некоторых опытах вторичное сочетание звука не применяли. Всего было проведено 137 опытов: 34 до летнего перерыва и 103—после него. За это время условный раздражитель запаздывающего рефлекса применялся до летнего перерыва 69 раз, после перерыва—163 раза.

Дифференцировка у Барса выработалась сравнительно легко, правда, она была неполной: за 30 сек. действия дифференцировочного звука выделялось 1-2 капли слюны.

Ниже приводим среднеарифметические данные о величине условного рефлекса, запаздывающего рефлекса за период его выработки (см. таблицу 14 и рисунок 7).

Среднеарифметические величины условного слюнного эффекта в делениях шкалы из десяти опытов за каждые полминуты изолированного действия условного раздражителя

Таблица 14

№ опытов от—до	Звук генератора 60 дб.						Примечание
	30	30	30	30	30	30	
34/ 1— 43/ 10	23,6	23,1	21,6	20,6	17,8	16,4	Между опытом 68/35 и 69/36 перерыв 30 дней
44/ 11— 53/ 20	23,4	29,0	24,6	27,8	25,2	23,1	
54/ 21— 63/ 30	22,7	27,2	30,9	31,1	28,8	25,2	
64/ 31— 73/ 40	11,3	16,3	19,7	19,4	19,0	21,3	
74/ 41— 83/ 50	11,3	13,3	14,3	14,4	14,7	16,7	
84/ 51— 92/ 60	12,9	15,1	18,6	17,7	16,1	14,8	
93/ 61—103/ 70	27,6	34,8	33,8	31,8	28,4	25,0	
104/ 71—113/ 80	20,6	20,8	21,2	23,4	24,0	23,6	
114/ 81—123/ 90	18,4	16,6	19,2	20,2	19,4	19,6	
124/ 91—133/100	16,9	19,4	21,4	21,9	23,3	24,7	
134/101—143/110	17,3	17,7	18,8	19,8	21,3	20,9	
144/111—153/120	14,8	15,5	16,3	16,9	18,4	21,8	
154/121—163/130	13,6	14,3	14,2	16,2	18,0	19,0	

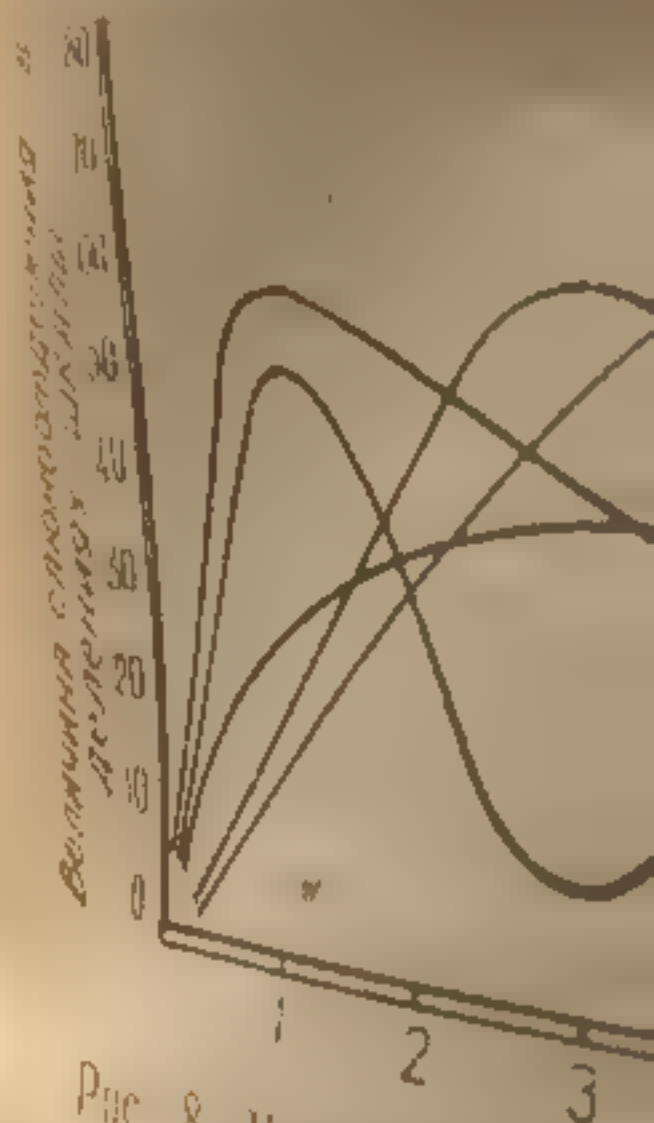


Рис. 8. Кривые хода условного рефлекса в течение времени изолированного действия звукового раздражителя запаздывающего рефлекса

му, в 12 случаях с т. е. начавшаяся с отставления снова условной секреции к концу 3-й секунды, а затем нарастающую, а затем секреции за 1, 2 и 3 секунды. Таким образом

Как видно из представленных данных на таблице 14 и рисунке 7, в начале опытов максимум условной секреции был на первой минуте изолированного действия условного раздражителя. По мере проведения опытов возбуждение во время 2-й минуты действия раздражителя усиливалось, величина условного эффекта возрастала и уравнивалась с величиной за первую минуту, а затем даже несколько превышала ее (см. графики декады 1, 2, 3-ей, опыты 34/1—63/30, рис. 7, табл. 14). После летнего перерыва в начале величины условных эффектов были несколько сниженными. В последующие опытные дни возбуждение усилилось, и все чаще и чаще максимум условной секреции начал превалировать в третью минуту действия раздражителя.

С 104/71-го опыта почти всегда величина условного эффекта прогрессивно нарастала к концу действия раздражителя. Однако при этом за 1-ю и 2-ю минуты действия раздражителя величины условного эффекта также были довольно значительными. Период запаздывания условной секреторной реакции колебался в пределах 3-12 секунд.

Кривые хода условно-секреторной реакции за время изолированного действия условного раздражителя представлены на рисунке 8.

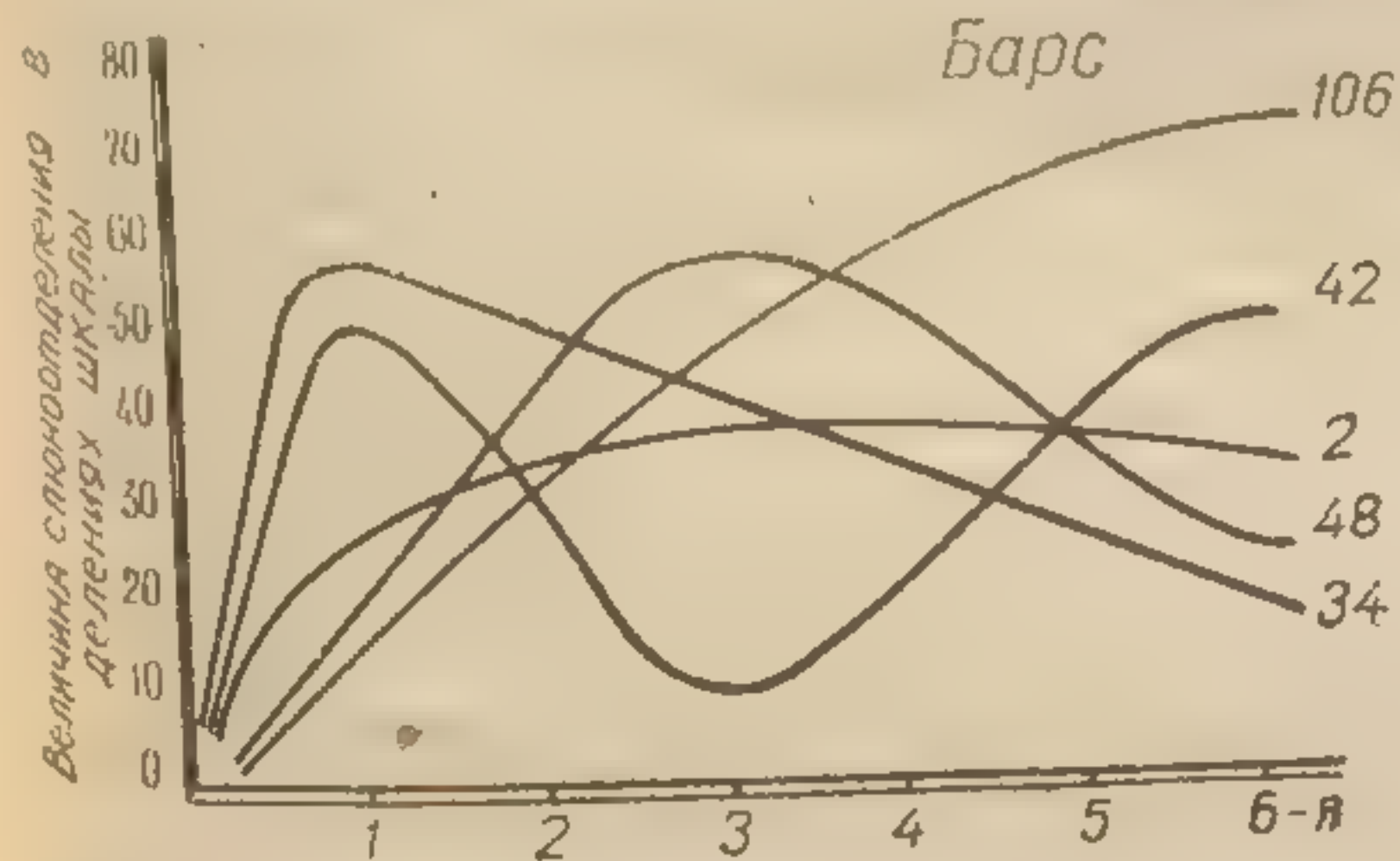


Рис. 8. Кривые хода секреции слюны за время изолированного действия условного звукового раздражителя при выработке запаздывающего рефлекса у Барса.

Из 69 сочетаний до летнего перерыва в восемнадцати максимум секреции был на 1-й мин., т. е. кривая секреции постепенно снижалась к концу изолированного действия условного раздражителя, а в 13 случаях она повышалась. В 26 случаях кривая секреции имела нарастающую, а затем спадающую форму,

в 12 случаях спадающую, а затем нарастающую форму, т. е. начавшаяся секреция повышалась, а к концу отставления снижалась, или же начавшаяся секреция снижалась, а к концу отставления снова повышалась.

После летнего перерыва в 16-ти из 163-х сочетаний величина условной секреции постепенно снижалась, а в 93-х увеличивалась к концу 3-й минуты изолированного действия условного раздражителя; в 2-х случаях кривая условной секреции имела нарастающую, а затем спадающую форму, а в 30-ти спадающую, а затем нарастающую форму; в двух случаях величины секреции за 1, 2 и 3-ю минуты были равны.

Таким образом, у Барса не удалось выработать стойкого

з. у. р. на звук средней интенсивности, применяемой в системе упроченных отставленных на 30 сек. условных рефлексов. Запаздывание выражалось лишь в меньшем секреторном эффекте в фазе торможения по сравнению с фазой возбуждения.

Форма кривых условной секреции у Барса выражает сложную динамику взаимосвязи условного возбуждения и торможения. С начала действия условного раздражителя возникало возбуждение, которое нарастало, но в связи с отдаленностью безусловного раздражителя снижалось, т. е. кривая условной секреции приобретала форму гиперболы. В других же случаях начавшееся возбуждение тормозилось развивающимся торможением, но по мере приближения к началу действия безусловного раздражителя перевес был вновь на стороне процесса возбуждения, и при этом кривая условной секреции приобретала форму параболы. И, наконец, по мере тренировки отставления на 3 мин. рефлекса все чаще и чаще наблюдалось появление условного эффекта с началом действия условного раздражителя и нарастание его интенсивности к началу присоединения безусловного раздражителя.

Наши опыты на Барсе по выработке з. у. р. в системе отставленных условных рефлексов полностью подтвердили высказывание И. П. Павлова о том, что «запаздывающий рефлекс не так легко дается нервной системе, даже сильной. Для того, чтобы облегчить дело, мы часто начинаем с запаздывающего рефлекса именно потому, что если у нас имеется стереотип коротко отставленных рефлексов, то образовать среди них нужный запаздывающий рефлекс очень трудно» (Павловские среды, т. II, стр. 180, 1949). И далее: «...образование запаздывающих рефлексов — среди старых, много времени практиковавшихся, коротко отставленных рефлексов, почти невозможно. Я не помню удачи» (Павловские среды, т. II, стр. 326, 1949).

В наших опытах длительная тренировка отставленных на 30 сек. условных рефлексов создала в коре головного мозга Барса прочные пункты с повышенной возбудимостью, что и мешало развитию запаздывательного торможения.

Наши экспериментальные данные подтверждают представление о зависимости образования условных запаздывающих рефлексов от типа нервной системы подопытных животных (М. К. Петрова, 1924, 1925, 1929; Е. М. Крепс, 1924; А. Г. Иванов-Смоленский, 1932; Ф. С. Павлов, 1940; М. С. Колесников, 1941, 1951; И. С. Розенталь, 1949 и др.).

Скорость образования условных запаздывающих рефлексов зависит и от способа их выработки. У собак, у которых ранее не практиковались какие-либо искусственные условные рефлексы, можно выработать запаздывающие рефлексы на систему условных раздражителей сразу при отставлении подкрепления на три минуты. В последнем случае особенности образования

сит от функциональ-
и слабые условные
ростью вырабатываются
и тех же условиях выраб-
рефлексы на сильные раздра-
бы. Прочность пищевых
зависит не только от силы
ного, но и от функциональ-

1. Образование запаздывающих рефлексов на систему раздражителей сразу на 3 минуты является нормальным типом с хорошей подкрепляемостью.

2. Запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей при отставлении подкрепления на 3 минуты являются типом неуравновешенного типа, если их выработать на систему раздражителей слабого типа, если их выработать на систему раздражителей сильного типа, если их выработать на систему раздражителей среднего типа.

3. Постепенное удлинение отставления подкрепления на 3 минуты и практика этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа. Удлинение отставления подкрепления на 3 минуты и практика этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа. Удлинение отставления подкрепления на 3 минуты и практика этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа.

4. У собак сильного типа при отставлении подкрепления на 3 минуты и практике этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа. Удлинение отставления подкрепления на 3 минуты и практика этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа.

5. Запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей слабого типа при отставлении подкрепления на 3 минуты и практике этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа.

6. Запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей слабого типа при отставлении подкрепления на 3 минуты и практике этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа.

7. Запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей слабого типа при отставлении подкрепления на 3 минуты и практике этого запаздывающих рефлексов на систему раздражителей слабого типа.

запаздывающих рефлексов, выражающие тип подопытных собак, не маскируются другими условными рефлексами.

Скорость образования запаздывающих рефлексов не зависит от физической силы условного раздражителя. На сильные и слабые условные раздражители примерно с одинаковой скоростью вырабатываются запаздывающие рефлексy. При одних и тех же условиях выработки и тренировки запаздывающие рефлексy на сильные раздражители более прочны, чем на слабые. Прочность пищевых условных запаздывающих рефлексов зависит не только от силы раздражителя условного и безусловного, но и от функционального состояния нервной системы.

ВЫВОДЫ

1. Образование запаздывающих условных пищевых рефлексов на систему раздражителей с отставлением подкрепления сразу на 3 минуты является посильной задачей для собак сильного типа с хорошей подвижностью нервных процессов.

2. Запаздывающие условные рефлексy на значительное отставление подкрепления могут образоваться и у собак сильного, но неуравновешенного типа и даже у некоторых представителей слабого типа, если их вырабатывать из короткоотставленных, неупроченных рефлексов способом постепенного удлинения времени изолированного действия условных раздражителей.

3. Постепенное удлинение (ежедневно на 5 сек.) времени изолированного действия условных раздражителей до полутора минут и практика этого отставления привели к образованию запаздывающих рефлексов на систему раздражителей у собак слабого типа. Удлинение времени изолированного действия условных раздражителей с полутора до трех минут вызвало развитие гипнотического состояния, а затем сон у собак и исчезновение условных рефлексов. По-видимому, отставление на одну-полторы минуты было пределом развития запаздывания для корковых клеток полушарий головного мозга собак слабого типа (Рябко, Фок).

4. У собаки сильного неуравновешенного типа запаздывающие условные рефлексy на систему раздражителей с отставлением подкрепления на полторы минуты образовались быстро (на 51—53 сочетаниях). Переделка их в отставленные на три минуты произошла нелегко. При этом новые временные взаимоотношения между торможением и возбуждением развились только после большого количества сочетаний условного и безусловного раздражителей (Букет).

5. Запаздывающий условный рефлекс на звук средней интенсивности с отставлением подкрепления на 3 минуты в сохраняемой системе упроченных отставленных на 30 сек. рефлексов у собаки сильного типа с преобладанием процесса возбуждения не образовался. После большого количества сочетаний услов-

ного раздражителя с безусловным наблюдалось лишь незначительное и несовершенное торможение в начальном периоде изолированного действия условного раздражителя (Барс).

6. Характер и скорость образования запаздывающих условных рефлексов при выработке их сразу с отставлением подкрепления на 3 минуты у подопытных собак были неодинаковы. У одних собак (Скиф, Бобр) в начальных опытах имело место сплошное слюноотделение, т. е. на протяжении всего времени отставления, а затем после колебания величины условного эффекта то в одну, то в другую сторону, постепенно развилось запаздывание и четкое размежевание во времени между фазой торможения и фазой возбуждения. У других (Моржик) — в начальных опытах условное слюноотделение отсутствовало, а со временем проведения опытов оно увеличивалось по мере опытов и после нескольких колебаний длительности времени запаздывания, также произошло размежевание во времени между фазой торможения и фазой возбуждения. Следовательно, установление соотношения между возбуждением и торможением, т. е. приспособления к изменениям условий внешней среды, у одних животных было достигнуто путем развития торможения и ограничения возбуждения, у других — путем возбуждения и ограничения торможения в коре полушарий головного мозга.

7. При одновременной выработке запаздывающих рефлексов на условные раздражители различной силы условный эффект появляется раньше на более сильный условный раздражитель, период запаздывания развивается более длинный на слабый условный раздражитель. При этом запаздывающий рефлекс на сильный раздражитель более прочен, чем на слабый условный раздражитель.

8. При выработке запаздывающих условных рефлексов с неодинаковой скоростью появлялись секреторный и двигательный компоненты рефлекса, а с появлением этих реакций у подопытных животных с неодинаковой скоростью происходило их запаздывание. Так, у Скифа с одинаковой скоростью появились как двигательный, так и секреторный компоненты условного рефлекса, запаздывание же двигательного компонента наступило позже. Началу видимой секреторной условной реакции всегда предшествовала двигательно-пищевая реакция. У Моржика раньше появился двигательный компонент условного рефлекса, он превалировал и часто маскировал секреторный компонент рефлекса. Запаздывание условной двигательно-пищевой реакции было несовершенным. Запаздывание двигательно-пищевой реакции в сторону кормушки развилось позже развития запаздывания секреторной реакции. У Букета и особенно у Бобра в начальных опытах наблюдалось общее сильное двигательно-пищевое возбуждение с сильным слюноотечением. По мере проведения опытов общая двигательная реакция затормозилась, запаздывание двигательного компонента сопровожда-

лось и запаздыванием секреторного. У Букета запаздывание двигательного компонента стало несовершенным. У Бобра в силу гипнотизации иногда фаза возбуждения рефлекса появлялась вначале лишь в виде секреторного компонента, т. е. имело место кратковременное разъединение секреторного и двигательного компонентов.

9. Развитие запаздывательного торможения происходит также через ряд промежуточных фаз (уравнительную, парадоксальную).

10. Образование запаздывающих условных рефлексов на систему раздражителей часто нарушается вследствие развития сонливости животных. При этом нарушается соотношение торможения и возбуждения, наступает растормаживание, появляются гипнотические фазы, исчезают рефлексы на слабые, а затем и на сильные условные раздражители.

11. При одних и тех же условиях запаздывающие рефлексы, выработанные способом переделки совпадающих или отставленных рефлексов, значительно легче подвергались изменению, чем запаздывающие рефлексы, выработанные с самого начала с отставлением подкрепления на 3 минуты, т. е. первые менее стойки, чем вторые.

* * *

Выработанные и упроченные условные рефлексы долго сохраняются и воспроизводятся при наличии условий, в которых они вырабатывались. Данные о восстановлении запаздывающих рефлексов, после перерывов в их тренировке, приводим в следующей главе.

ГЛАВА VIII

О ВОССТАНОВЛЕНИИ ЗАПАЗДЫВАЮЩИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПОСЛЕ ПЕРЕРЫВОВ В ИХ ТРЕНИРОВКЕ

Одним из основных свойств условных рефлексов является их изменчивость и пластичность. Даже довольно старые, прочные положительные рефлексы могут быть угашены на протяжении одного опытного сеанса. Угашенные рефлексы через некоторое время сами по себе восстанавливаются.

При переделке положительных рефлексов (при их неподкреплении) в тормозные, а тормозных (при их подкреплении) в положительные происходит более или менее прочное превращение одних рефлексов в другие. В естественных условиях переделка сигнальных значений условных раздражителей, потерявших прежнюю сигнализацию, имеет большое значение в жизни животного, в его приспособлении к изменчивым условиям существования. Естественно, возникает вопрос, что делается с исчезнувшим рефлексом? Полностью ли он исчез? Не остается ли какого-либо следа в нервной системе от прежних временных связей? Многие исследователи (В. В. Рикман, 19326; А. А. Линдберг, 1933; Н. В. Виноградов, 1945; А. И. Счастный, 1956 и др.) показали, что при этом не происходит разрушения условной связи: она затормаживается и сохраняется в латентном состоянии.

Что касается запаздывающих рефлексов, то впервые Н. В. Виноградов (1945) показал, что после выработки и упрочения запаздывающего условного рефлекса переделка его в короткоотставленный рефлекс не ведет к полному исчезновению запаздывательного торможения, оно очень долго сохраняется в латентном состоянии, которое проявляется при воспроизведении отношений запаздывания в другом, новом пункте коры. Разбирая эти данные на одной из «сред», И. П. Павлов говорил: «Этот факт должен найти огромное применение в яв-

ниях субъективного мира. Это старая, но тонкая вещь. Ведь давний психологический закон, что если старое отношение было подавлено новыми условиями, то при новом подчеркивании старых отношений они быстро дают себя знать» (Павловские среды, 1949, т. III, стр. 379).

В этом плане исследования очень важны данные А. И. Счастливого (1956). Вначале он выработал систему пищевых условных рефлексов на определенный стереотип раздражителей, а затем (у тех же собак) была выработана и упрочена система электрооборонительных условных рефлексов на другой стереотип раздражителей. После этого система оборонительных рефлексов не практиковалась и применялись лишь раздражители пищевых рефлексов, но среди них на втором месте автор применял один из оборонительных раздражителей М-120, сопровождая его пищевым подкреплением. После переделки оборонительного рефлекса в пищевой на М-120 на первое место в систему пищевых условных рефлексов были введены два положительных раздражителя (темнота и тон — 1) оборонительных рефлексов, а затем следовал М-120. При этом действии М-120 снова стал вызывать оборонительную реакцию. Причиной восстановления заторможенной временной связи оборонительного рефлекса на М-120 автор считает иррадиацию возбуждения, возникающего при действии раздражителя условного оборонительного рефлекса, и суммацию его со следами латентного возбуждения от применения М-120. Суммированное возбуждение в оборонительном центре, достигая определенной интенсивности, с одной стороны, в силу отрицательной индукции, затормаживает пищевой центр, а с другой стороны, оно было достаточным, чтобы вызвать полную или частичную оборонительную реакцию при действии М-120. Так автор подтверждает то мнение, что выработанные в онтогенезе условные связи не уничтожаются, а переходят в скрытое состояние.

Вторым очень важным свойством положительных и тормозных условных рефлексов является большая длительность их сохранения. При нормальных условиях, т. е. если рефлексы не нарушаются какими-либо внешними или внутренними воздействиями, они сохраняются очень долго как в случае постоянного применения, так и в случае длительного перерыва в применении их.

Из данных Н. А. Подкопаева (1926) известно, что у его собаки к концу 5-летней практики условных рефлексов на одну и ту же систему раздражителей величины рефлексов постепенно начали снижаться, и в конце концов рефлексы исчезли совсем, собака отказывалась от еды после условных раздражителей. Предпринятые Подкопаевым всевозможные приемы, устраняющие развитие торможения (перерыв в работе, усиление безусловного раздражения, переход на совпадающие рефлексы, работа на полу и т. д.) оказались в данном случае мало

эффективными. Лишь полная отмена всех 8-ми старых условных раздражителей и выработка условных рефлексов на новую систему раздражителей привели к восстановлению условных рефлексов.

При длительной практике одних и тех же условных рефлексов многие авторы наблюдали у одних животных раньше, у других позже снижение и исчезновение рефлексов. Собаки в конце концов переставали реагировать прежней положительной условной реакцией на применение условных раздражителей, несмотря на постоянное подкрепление их действия. Из этих данных И. П. Павлов сделал вывод, что корковая клетка рано или поздно переходит в тормозное состояние не только в случае неподкрепления действия условного раздражителя, но и в том случае, когда применение условного раздражителя сопровождается безусловным раздражителем. Разница заключается лишь в том, что в первом случае торможение развивается быстрее, чем во втором. «Клетка переходит в тормозное состояние и при подкреплении. Развитие в ней тормозного состояния без подкрепления есть частный случай более общего отношения. Клетка под влиянием раздражения постоянно, хотя иногда медленно, стремится к переходу в тормозное состояние. Безусловный раздражитель только задерживает этот переход» (И. П. Павлов. Полн. собр. соч., 1951, т. IV, стр. 246). Таким образом, исчезновение условных рефлексов при длительной их практике связано с развитием торможения в корковых пунктах, к которым длительное время адресовались условные раздражители. В литературе мы не нашли данных о предельных сроках сохранения положительных и тормозных условных рефлексов при длительном их неприменении. Имеются лишь единичные исследования продолжительности сохранения у собаки выработанных и упроченных рефлексов. Д. И. Соловейчиком (1940б) на одной собаке, у которой были выработаны и упрочены четыре положительных и три тормозных рефлекса, по ходу исследования на протяжении 1 года и 9 месяцев применялись лишь положительные рефлексы. В течение этого времени дифференцировки ни разу не испытывались. Метрономная дифференцировка, испытанная первый раз после такого длительного перерыва, была абсолютной. Кожно-механическая дифференцировка по месту, испытанная на своем прежнем месте, на котором на протяжении 1 года 9 месяцев в стереотипе применялась положительная касалка, также была абсолютной. Кожно-механическая дифференцировка из того же участка кожи, что и положительный рефлекс, а именно на 12 касаний вместо 24-х в течение минуты, при первом применении на старом месте была расторможена на 50%, при втором — была уже абсолютной. Эти данные Соловейчика показывают, что несмотря на то что у его подопытной собаки в течение 1 года 9 месяцев применялись условные раздражители в стереотипном порядке лишь положи-

тельных рефлексов и вовсе не применялись тормозные рефлекс-
сы,— последние сохранялись почти в полной мере.

И. П. Павлов (1926б) наблюдал восстановление рефлексов у четырех разных собак после летнего двухмесячного перерыва. Было указано, что характер и скорость восстановлений рефлексов зависит от индивидуальных особенностей животных. И. П. Павлов еще раз подчеркнул «постоянную и строгую детерминацию высшей нервной деятельности животных».

С. Л. Левин (1935а) в опытах на детях 13—15-летнего возраста показал, что выработанная и упроченная система секреторно-двигательных положительных и тормозных рефлексов сохраняется в течение нескольких лет, и после перерыва в 2,5 года положительные рефлексы восстанавливаются сразу, тормозные—через несколько проб. Возможна также переделка системы условных рефлексов образованной в детском возрасте, в диаметрально противоположную в юношеском возрасте.

Относительно же сохранения запаздывающих условных рефлексов после длительных перерывов в их применении имеется лишь одно указание в работе М. К. Петровой (1929). У возбуждимого Пострела с трудом выработанный, а затем упроченный запаздывающий рефлекс Петрова не применяла более года. При первой же пробе применения запаздывающий рефлекс был резко расторможен. На 5-й день наблюдалось запаздывание, хотя и несовершенное. Полное запаздывание восстановилось после 24-х опытов, т. е. значительно скорее, чем при начальной выработке рефлекса. Следовательно, и данные М. К. Петровой также указывают на то, что прежняя тренировка запаздывающего рефлекса не пропала даром для Пострела, что старая условная, долго не практиковавшаяся связь быстро может быть восстановлена.

Эти данные дают основание утверждать, что в коре головного мозга собаки фиксируются и долго, а может быть и в течение всей жизни сохраняются выработанные условные рефлексy.

Собственные наблюдения

В седьмой главе мы упоминали, что в период выработки и упрочения запаздывающих рефлексов перерыв в работе, отдых благоприятно сказываются на упрочении рефлексов. После перерыва мы наблюдали быстрое восстановление запаздывающих рефлексов на применяемую нами систему раздражителей. Ход восстановления неупроченных запаздывающих рефлексов после перерыва в сокращенном виде повторяет ход их выработки. Кроме того, при этом сказываются и индивидуальные особенности подопытных собак. Для иллюстрации приводим несколько протоколов опытов.

Опыт 110 19. VII 1948 г. Скиф (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.					Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание	
	Количество применений	Название										
1	2	3	4	5					6	7	8	
11.03	217	Зв.	- 10	4	8	8	5	4	7	36	II	Небольшая одышка.
11.12	221	Св.	- 25	1	1	0	2	3	5	12	II	
11.21	215	K ₁₂	- 05	4	2	3	2	1	0	12	II	
11.30	218	Зв.	- 35	0	2	4	3	2	7	18	II	
11.39	222	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	II	Сонлив.
11.48	216	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	—	
Всего . . .									78			

Опыт 111 22. IX 1948 г. Скиф

(После перерыва в работе 2 месяца 3 дня)

8.48	219	Зв.	1.47	0	0	0	2	2	3	7	II
8.57	223	Св.	2.53	0	0	0	0	0	1	1	II
9.06	217	K ₁₂	2.56	0	0	0	0	0	1	1	II
9.15	220	Зв.	2.57	0	0	0	0	0	1	1	II
9.24	224	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	II
9.33	218	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	II
Всего . . .								10			

В последующие опытные дни величина условного эффекта возросла, постепенно выработались типичные запаздывающие рефлексy. Повторный перерыв в применении рефлексов последовал летом 1949 года.

Опыт 254 19. V 1949 г. Скиф (перед перерывом)

Таблица 1. Скиф (перед перерывом)												
Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.					Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание	
	Количество применений	Название										
1	2	3	4	5					6	7	8	
9.53	503	Зв.	1.35	0	0	0	2	4	11	17	II	Доносится разговор из соседней комнаты.
10.02	501	Св.	1.05	0	0	4	5	5	6	20	II	
10.11	499	K ₁₂	2.57	0	0	0	0	0	1	1	II	
10.20	504	Зв.	1.50	0	0	0	2	5	10	17	II	
10.29	502	Св.	2.20	0	0	0	0	1	2	3	II	
10.38	500	K ₁₂	2.55	0	0	0	0	0	1	1	II	
Всего . . .									59			

Опыт 256 2. IX 1949 г. Скиф
(после перерыва в работе 3 месяца 10 дней)

1	2	3	4	5					6	7	8
9.37	507	Зв.	2.46	0	0	0	0	0	3	3	II
9.46	505	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	II
9.55	503	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	1	2	3	II
10.04	508	Зв.	1.35	0	0	0	1	6	8	15	II
10.13	506	Св.	—	0	0	0	0	0	0	—	II
10.22	504	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	—	II
				Всего . . .					21		

Дремлет.

Опыт 257 3. IX 1949 г. Скиф

(третий опыт после перерыва)

9.16	509	Зв.	—20	2	4	7	8	10	16	47	II
9.25	507	Св.	—25	1	0	2	1	0	2	6	II
9.34	505	K ₁₂	—15	2	0	3	1	2	3	11	II
9.43	510	Зв.	—40	0	2	4	4	7	8	25	II
9.52	508	Св.	—45	0	2	3	1	2	3	11	II
10.01	506	K ₁₂	20	1	0	2	2	1	2	8	II
				Всего . . .					108		

Периодическая одышка.

Опыт 260 7. IX 1949. г. Скиф

(шестой опыт после перерыва)

9.11	515	Зв.	—55	0	1	1	2	7	11	22	II
9.20	513	Св.	1.55	0	0	0	1	4	5	10	II
9.29	511	K ₁₂	1.25	0	0	1	2	3	6	12	II
9.38	516	Зв.	—25	1	2	0	3	5	11	22	II
9.47	514	Св.	2.05	0	0	0	0	4	4	8	II
9.56	512	K ₁₂	—55	0	1	0	1	2	2	6	II
				Всего . . .					80		

После перерыва на 3 месяца и 10 дней в применении упроченных запаздывающих рефлексов на систему раздражителей потребовалось 5 опытов для полного восстановления их у Скифа. Раньше восстановились запаздывающие рефлексy на более сильный раздражитель, а затем на слабый, причем раньше восстановились двигательные и позже секреторные реакции.

В 1950 году уже после довольно длительной тренировки и упрочения рефлексов после полуторамесячного перерыва в работе рефлексy были налицо с первого применения (см. опыты 406 и 407).

Опыт 406

13.VII 1950 г. Скиф (перед перерывом)

1	2	3	4
10.22	236	38.	2.55
10.31	241	СВ.	2.50
10.40	213	K ₁₂	2.45
10.49	237	38.	1.55
10.58	242	СВ.	2.50
11.07	214	K ₁₂	2.55

Опыт 407

7.IX 1950 г. Скиф (после летнего перерыва 1 месяц 15 дней)

11.03	242	3B.	—
11.12	247	CB.	—
11.21	219	K ₁₂	—
11.30	243	3B.	220
11.39	218	CB.	—
11.46	220	K ₁₂	—

На третий опыт реакция на свет и дня в день возрас восстановились на

Опыт 132 17.11

Первый перерыв в опытах на Моржике был после выработки и некоторого упрочения запаздывающих рефлексов.

1	Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запыл. мин., сек.
	2	Количество применений	Название	
10.44				
10.53		262		
11.02		267	Зв.	2.23
11.11		239	Св.	2.25
11.20		263	К ₁₂	2.10
11.29		268	Зв.	2.15
		240	Св. К ₁₂	1.50
				2.45

Опыт 119 18.V 1949 г. Моржик (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.22	236	Зв.	2.25	0 0 0 0 1 5	6		Сонлив до 5-й пол- минуты. То же. То же.
10.31	241	Св.	2.50	0 0 0 0 0 3	3		
10.40	213	K ₁₂	2.45	0 0 0 0 0 2	2		
10.49	237	Зв.	1.55	0 0 0 1 2 5	8		
10.58	242	Св.	2.50	0 0 0 0 0 2	2		
11.07	214	K ₁₂	2.55	0 0 0 0 0 1	1		

Опыт 122 6.IX 1949 г. Моржик

После перерыва ■ работе 3 месяца 13 дней

11.03	242	Зв.	—	0 0 0 0 0 0	—	I, II	Сильная двигатель- ная реакция на раздра- житель и кормушку.
11.12	247	Св.	—	0 0 0 0 0 0	—	I, II	
11.21	219	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—	I, II	
11.30	243	Зв.	2.20	0 0 0 0 1 3	4	I, II	
11.39	248	Св.	—	0 0 0 0 0 0	—	I, II	
11.48	220	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	—	I, II	

На третий опытный день появилась условная секреторная реакция на свет и касалку. Величина условного рефлекса изо дня в день возрастала. Запаздывающие рефлексy полностью восстановились на протяжении 10-ти опытов (см. опыт 132).

Опыт 132 17.IX 1949 г. Моржик (10-й опыт после перерыва)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.44	262	Зв.	2.23	0 0 0 0 2 8	10	I, II	
10.53	267	Св.	2.25	0 0 0 0 1 5	6	I, II	
11.02	239	K ₁₂	2.10	0 0 0 0 2 4	6	I, II	
11.11	263	Зв.	2.15	0 0 0 0 2 7	9	I, II	
11.20	268	Св.	1.50	0 0 0 1 1 2	4	I, II	
11.29	240	K ₁₂	2.45	0 0 0 0 0 3	3	I, II	

Второй перерыв ■ применении рефлексов последовал спустя один год после их тренировки. Ниже приводим данные опытов до и после перерыва.

Опыт 292 11.VII 1950 г. Моржик (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.10	583	Зв.	2.33	0 0 0 0 0 7	7	1, II	
10.17	579	Св.	2.10	0 0 0 0 1 7	8	1, II	
10.24	573	K ₁₂	2.21	0 0 0 0 1 7	8	1, II	
10.31	584	Зв.	2.10	0 0 0 0 3 12	15	1, II	
10.38	580	Св.	2.45	0 0 0 0 0 6	6	1, II	
10.45	574	K ₁₂	1.35	0 0 0 3 4 6	13	1, II	
				Всего . . .	57		

Опыт 293 7.IX 1950 г. Моржик

После перерыва в работе 1 месяц 26 дней

14.17	585	3 _{B.}	-07	3	2	3	9	5	5	27	I, II
14.24	581	C _{B.}	-02	0	0	0	0	11	10	21	I, II
14.31	574	K ₁₂	-35	0	1	0	2	9	9	21	I, II
14.38	586	3 _{B.}	2.10	0	0	0	0	4	4	8	I, II
14.45	582	C _{B.}	2.35	0	0	0	0	0	3	3	I, II
14.52	576	K ₁₂	-35	0	1	0	2	3	6	12	I, II
<hr/>											
Bcero . . .										92	

На первое применение звонка рефлекс был расторможен, на последующие раздражители запаздывание было совершенным. Фаза возбуждения рефлекса была усилена на первые применения раздражителей. Суммарная величина рефлексов повысилась с 57 до 92 капель. В последующие опытные дни сумма условных рефлексов снизилась и колебалась в пределах 46—70 капель. Первый перерыв на летний период в работе с Бобром совпал с выработкой у него запаздывающих рефлексов (см. опыты 50 и 51).

Опыт 50 31.VII 1950 г. Бобр (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
12.00	99	Зв.	1.15	0 0 3 10 18 15	46	I, II	Сонлив.
12.07	97	Св.	- 10	1 1 4 2 4 3	15		
12.14	97	K ₁₂	-33	0 3 8 9 6 6	32	II	
12.21	100	Зв.	- 15	3 1 6 5 4 6	25	I, II	Сонлив.
12.28	98	Св.	-05	2 0 0 2 1 6	11		
12.35	98	K ₁₂	-40	0 1 6 6 6 8	27	II	
				Всего . . .	156		

Опыт 51 5.IX 1950 г. Бобр

После перерыва в работе 1 месяц 5 дней

11.25	101	Зв.	- 31	0 10 6 11 7 11	45	I, II	Дремлет.
11.32	99	Св.	-02	5 8 8 7 6 5	39	I, II	
11.39	99	K ₁₂	-17	1 1 8 9 7 6	32	I, II	
11.46	102	Зв.	-05	6 7 7 6 5 7	38	I, II	
11.53	100	Св.	-05	2 1 0 0 2 3	8		
12.00	100	K ₁₂	-07	1 0 3 1 5 5	15	I, II	
				Всего . . .	177		

В период выработки запаздывающих рефлексов перерыв в применении их на 1 месяц и 5 дней не вызвал каких-либо существенных изменений в течении рефлексов. В первый опытный день после перерыва запаздывание было более несовершенным, чем до перерыва, а суммарная величина рефлексов несколько повышена. В последующие опытные дни постепенно развилось запаздывание, и кривая условной секреции имела нарастающий характер к моменту присоединения безусловного раздражения (см. табл. 8).

До летнего перерыва у Букета запаздывающие рефлексы с отставанием на 3 минуты были применены 100 раз. Суммарные величины их колебались в незначительных пределах. После перерыва, в первый опытный день все рефлексы получены сразу, и характер течения их был таким же, как и до перерыва.

Из приведенных данных следует, что старые прочные рефлексы после небольшого перерыва в тренировке их восстанавливались сразу быстро; рефлексы молодые, мало упроченные, восстанавливались медленнее.

В 1951/52 учебном году, в связи с переездом лаборатории в старое помещение после его восстановления, мы не проводили опытов на протяжении около 9 месяцев.

Опыт 147/100 31.VII 1950 г. Букет (перед перерывом)

Время применения раздр. час., м.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина условного рефлекса ■ капля слюны за каждые 30 сек.					Всего	Двигательно-пищевая реакция	Примечание	
	Количество применений	Название										
1	2	3	4	5					6	7	8	
13.00	290	Зв.	—33	0	2	4	4	5	14	29	I, II	Доносится шум из соседней комнаты.
13.07	289	Св.	—10	2	1	1	2	3	4	13	II	
13.14	289	K ₁₂	—40	0	1	3	2	2	4	12	II	
13.21	291	Зв.	—35	0	2	2	2	2	7	15	II	
13.28	290	Св.	—13	1	1	1	3	7	6	19	II	
13.35	290	K ₁₂	—25	1	2	2	2	4	4	15	II	
Всего . . .									103			

Опыт 148/101 5.IX 1950 г. Букет

После перерыва в работе 1 месяц 5 дней.

12.25	292	Зв.	1.20	0	0	4	7	6	7	24	I, II
12.32	291	Св.	-02	4	1	3	3	3	5	19	II
12.39	291	K ₁₂	1.05	0	0	5	4	3	3	15	II
12.46	293	Зв.	05	3	1	3	4	4	5	20	I, II
12.53	292	Св.	1.05	0	0	0	2	2	3	7	II
13.00	292	K ₁₂	-10	2	2	2	3	3	3	15	II
Всего . . .									100		

До перерыва в работе на Моржике проведено 467 опытов. Звонок был применен 927 раз, свет 926, касалка 923 раза. На Бобре проведено 283 опыта. Звонок был применен 565 раз, свет — 558 и касалка — 558 раз. На Букете проведено 372 опыта. Звонок применен 739 раз, свет — 738 и касалка — 734 раза. Ниже приводим протоколы опытов до и после перерыва. Накануне опыта Моржик был переведен в новую экспериментальную комнату. Общее поведение Моржика ничем не отличалось от прежнего; он был таким же живым, навязчивым, как и раньше. В этот день Моржика подкормили на станке и подготовили к опытам. На второй день (19.III 1952) провели опыт. В первый день после перерыва запаздывающие рефлексы были налицо (опыт 468 с абсолютной фазой торможения) за исключением растормаживания запаздывания на второе применение звонка вследствие ориентировочной реакции Моржика на внешний раздражитель.

Опыт 465 21.VI 1952

Время применения раздраж., час., м.	Условный раздраж.		Период запазд., мин., сек.	Величина условного рефлекса				
	Количество применений	Название		■ капля слюны за каждые 30 сек.				
1	2	3	4	5				
13.00	922	Зв.	2.29	0	0	0	0	0
13.07	921	Св.	2.28	0	0	0	0	0
13.14	921	K ₁₂	2.03	0	0	0	0	0
13.21	916	K ₁₂	2.13	0	0	0	0	0
13.28	923	Зв.	1.47	0	0	0	0	0
13.35	922	Св.	2.17	0	0	0	0	0
13.42	917	K ₁₂						

Опыт 468 19.III 1952 г. Моржик

13.00	928	Зв.	2.15	0	0	0	0	0
13.07	927	Св.	1.50	0	0	0	0	0
13.14	929	K ₁₂	0.45	0	1	0	0	0
13.21	929	Зв.	0.15	1	1	0	0	0
13.28	928	Св.	0.16	1	0	0	0	0
13.35	930	K ₁₂	2.55	0	0	0	0	0

Ниже приводим протоколы опытов до и после перерыва.

Опыт 283 28.VI 1952

Время применения раздраж., час., м.	Условный раздраж.		Период запазд., мин., сек.	Величина условного рефлекса				
	Количество применений	Название		■ капля слюны за каждые 30 сек.				
1	2	3	4	5				
13.00	564	Зв.	-05	2	2	0	0	0
13.07	557	Св.	1.45	0	0	0	0	0
13.14	558	K ₁₂	2.17	0	0	0	0	0
13.21	565	Зв.	2.20	0	0	0	0	0
13.28	558	Св.	2.20	0	0	0	0	0
13.35	559	K ₁₂	2.40	0	0	0	0	0

О. Харченко

Опыт 465 20.VI 1951 г. Моржик (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
13.36	922	Зв.	2.29	0 0 0 0 1 8	9	I, II	
13.43	921	Св.	2.28	0 0 0 0 1 6	7	I, II	
13.50	916	K ₁₂	2.03	0 0 0 0 1 8	9	I, II	
13.57	923	Зв.	2.13	0 0 0 0 5 9	14	I, II	
14.04	922	Св.	1.47	0 0 0 2 0 3	54	I, II	
14.11	917	K ₁₂	2.17	0 0 0 0 2 3	5	I, II	
				Всего . . .	49		

Опыт 468 19.III 1952 г. Моржик. После перерыва в работе 8 месяцев 21 день.

13.20	928	Зв.	2.15	0 0 0 0 6 9	15	I, II	
13.28	927	Св.	1.50	0 0 0 1 3 5	9	I, II	
13.36	929	K ₁₂	0.45	0 1 0 2 4 4	11	I, II	
13.44	929	Зв.	0.15	1 1 5 7 4 5	23	I, II	
13.52	928	Св.	0.16	1 0 0 0 0 2	3	I, II	
14.00	930	K ₁₂	2.55	0 0 0 0 0 1	1	I, II	
				Всего . . .	62		Доносится разговор из соседней комнаты.

Ниже приводим протоколы опытов на Бобре до и после перерыва.

Опыт 283 28.VI 1951 г. Бобр (перед перерывом)

Время применения раздр. час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина услов- ного рефлекса ■ каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно- пищевая р-ция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
12.00	564	Зв.	-05	2 2 3 10 10 15	42	II	
12.08	557	Св.	1.45	0 0 0 10 10 11	31	II	
12.16	558	K ₁₂	2.17	0 0 0 0 2 13	15	II	
12.24	565	Зв.	2.20	0 0 0 0 1 12	13	II	
12.32	558	Св.	2.20	0 0 0 0 2 8	10	II	
12.40	559	K ₁₂	2.40	0 0 0 0 0 5	5	—	Дремлет.
				Всего . . .	116		

Опыт 284 19.III 1952 г. Бобр. После перерыва в работе 8 месяцев 20 дней (похудел на 3 кг).

1	2	3	4	5					6	7	8	
15.13	566	Зв.	—30	0	9	8	4	6	9	36	II	Не спокоен, вертится, часто заглядывает в щель, лапой достает кормушку.
15.21	559	Св.	—10	4	3	4	3	4	5	23	I, II	
15.29	559	K ₁₂	—20	1	1	2	4	5	6	19	I, II	
15.37	567	Зв.	—05	4	1	5	11	9	13	43	I	
15.45	560	Св.	1.45	0	0	0	2	4	7	13	II	
15.53	560	K ₁₂	1.20	0	0	1	0	1	4	6	II	
Всего . . .										140		

В новой лабораторной обстановке Бобр после нескольких «приглашений» прыгнул на станок, быстро обнюхал раздражители (звонок, свет), несколько раз заглянул в щель, через которую подавалась кормушка. Его подкормили и подготовили к опытам.

На второй день Бобр охотно вбежал в комнату и сразу прыгнул на станок. В первый опытный день (как это видно из протокола опыта 284 от 19.III 1952 г.) запаздывающие рефлекс-ы были несколько расторможены на первые применения раздражителей; на второе применение (особенно на применение света и касалки) фаза торможения была абсолютной. В последующий опытный день фаза торможения была абсолютной на все применения раздражителей (см. опыт 287 от 31.III 1952 г. Общая возбудимость снизилась, Бобр успокоился.

Опыт 287 31.III 1952 г. Бобр (4-й опыт после перерыва)

Время применения раздр. час., мин.												Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.						Всего	Двигательно-пищевая р-ция	Примечание						
Количество применений												Название																	
1												2		3		4		5						6		7		8	
14.04												572		Зв.		2.05		0 0 0 0 9 17						26		II		Дремлет.	
14.12												565		Св.		1.45		0 0 0 3 5 7						15		II			
14.20												565		K ₁₂		2.20		0 0 0 0 2 10						12		II			
14.28												573		Зв.		1.48		0 0 0 2 8 15						25		II			
14.36												566		Св.		2.18		0 0 0 0 3 10						13		II			
14.44												566		K ₁₂		2.40		0 0 0 0 0 6						6		II			
																		Всего . . .						97					

Букет, приведенный в новую лабораторную обстановку, сразу прыгнул на станок, принял позу «ожидания», несколько раз

Опыт 372 27.VI

Условный раздраж.	Количество применений	Название	Период запазд. мин., сек.	Величина рефлекса	
				в каплях слюны	за каждые 30 сек.
1	2	3	4	5	6
738	Зв.	2.18	0	0	0
737	Св.	2.10	0	0	0
733	K ₁₂	1.43	0	0	0
739	Зв.	-20	1	0	0
738	Св.	2.00	0	0	0
734	K ₁₂	1.55	0	0	0

Опыт 373

После перерыва в работе 8 месяцев

740	Зв.	-52	0	0	0
739	Св.	-45	0	0	0
735	K ₁₂	-15	1	0	0
741	Зв.	-25	1	0	0
740	Св.	-35	0	0	0
736	K ₁₂	1.45	0	0	0

Перерыв 8 месяцев. Рефлексы мало сказались. Второй день запаздывало лишь расщепление реакции на отдельные дни. Двигательные раздражители затормозили лишь двигательные рефлексы на систематическое введение в первую. После трех месяцев перерыва в про-

взглянул в сторону кормушки, раздражителей. В первый день Букет был подготовлен к опыту и подкормлен на станке. На второй день проведен опыт (см. протоколы опытов 372 и 373).

Опыт 372 27.VI 1951 г. Букет (перед перерывом).

Время применения раздр. чсс., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Двигательно-пищевая реакция	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
12.00	738	Зв.	2.18	0 0 0 0 2 12	14	II	
12.07	737	Св.	2.10	0 0 0 0 4 5	9	II	
12.14	733	K ₁₂	1.43	0 0 0 3 4 6	13	II	
12.21	739	Зв.	—20	1 0 1 5 6 7	20	II	
12.28	738	Св.	2.00	0 0 0 0 5 4	92	II	
12.35	734	K ₁₂	1.55	0 0 0 1 1 4	6	II	
				Всего . . .	71		

Опыт 373 19.III 1952 г. Букет

После перерыва в работе 8 месяцев 21 день (похудел на 2 кг).

11.17	740	Зв.	—52	0 1 6 8 5 4	24	I, II	
14.25	739	Св.	—45	0 2 0 1 4 5	12	I, II	
14.33	735	K ₁₂	—15	1 1 4 3 3 5	17	I, II	
14.41	741	Зв.	—25	1 2 2 4 6 5	20	I, II	
14.49	740	Св.	—35	0 1 0 1 3 5	10	I, II	
14.57	736	K ₁₂	1.45	0 0 0 1 3 3	7	I, II	
				Всего . . .	90		

Перерыв 8 месяцев 21 день в тренировке запаздывающих рефлексов мало сказался на течении их у Букета. В первый опытный день запаздывающие рефлексы были типичными, наблюдалось лишь растормаживание и появление двигательной пищевой реакции на условные раздражители. В последующие опытные дни двигательной-пищевой компонент рефлекса на раздражители затормозился, и секреторной реакции предшествовала лишь двигательная-пищевая реакция на кормушку.

Таким образом у наших подопытных собак запаздывающие рефлексы на систему раздражителей сохранились и были воспроизведены в первом опыте после почти девятимесячного перерыва.

После трех месяцев работы мы вынуждены были снова сделать перерыв в проведении опытов на 11 месяцев.

После 11-месячного перерыва опыты начали проводить в звуконепроницаемой камере.

В лабораторной комнате, со звуконепроницаемой камерой, находился старый станок, на котором мы раньше проводили опыты.

Моржик, Бобр и Букет, приведенные в новую лабораторную комнату, вели себя не одинаково.

Моржик охотно вбежал в комнату, быстро оглядываясь по сторонам, и, заметив станок, прыгнул на него. В камеру пошел по «приглашению», прыгнул на станок по сигналу — «на место!».

Бобр, спущенный с цепочки, бегал по комнате из угла в угол, все обнюхивал, рассматривал и, заметив станок, быстро прыгнул на него, затем спрыгнул, подбежал к экспериментатору, пытаясь облизать его руки, повертелся и снова прыгнул на станок, глядя то в сторону экспериментатора, то в сторону щели, через которую подавалась кормушка. В камеру вбежал по «приглашению» и на взмах руки в сторону станка прыгнул на него.

Букет после ориентировочной реакции прыгнул на станок. В камеру зашел неохотно, на станок выпрыгнул при взмахе руки в сторону станка. В последующие опытные дни собаки сначала прыгали на старый станок, принимая «позу ожидания», а затем, если экспериментатор заходил в камеру, спрыгивали со станка и бежали в камеру. После окончания опыта собаки (особенно Бобр) часто снова бежали и прыгали на старый станок. По мере проведения опытов в камере реакция побежки к старому станку угасла. Ниже приводим экспериментальные данные.

На рис. 9, 10, 11 приведены данные опытов этого периода исследования. На рис. 9 представлены данные, полученные в опытах на Моржике. До перерыва у него были типичные запаздывающие рефлексы (см. рис. 9, опыты 493—497). После перерыва, длившегося 10 месяцев и 22 дня, опыты проводились в звуконепроницаемой камере. Проведено всего 28 опытов (см. рис. 9, опыты 497/1—497/5; 497/6—497/12; 497/24—497/28, 1953 г.). Во всех случаях ни разу не было типично-запаздывающего рефлекса.

У Моржика развилось сонное состояние, рефлексы часто снижались до нуля. В то же время в опытах на старом станке, в присутствии экспериментатора, или же в камере, но также в присутствии экспериментатора, у Моржика были типичные запаздывающие рефлексы (см. рис. 9, опыты 497/29 — 497/30; 497/31, 497/32, 497/33, 497/34—497/38).

Убедившись в том, что у Моржика сохранились типичные запаздывающие рефлексы, мы прервали опыты на летний период. После месячного перерыва опыты были возобновлены снова в звуконепроницаемой камере. При этом запаздывающие рефлексы также не восстановились (см. рис. 9, опыты 497/77—

497/81), у Моржика наступила гипнотизация, общая мышечная вялость, а затем и сон. Сонное торможение, распространяясь, тормозило фазу возбуждения рефлексов и сказывалось даже на безусловном рефлексе. Моржик брал еду с опозданием или вообще отказывался от нее. Величина слюновыделения была непостоянной. Для повышения тонуса коры применен кофеин в дозах 0,03—1,0. Как видно из приведенных графиков опытов (см. рис. 9, опыты 497/82—497/85; 497/86 — 497/90; 497/91 — 497/92; 497/93 — 497/94), запаздывающие рефлексy не восстанавлились. Лишь в некоторые опытные дни рефлексy имели запаздывающий характер. После приема 1,0 г кофеина наблюдалось незначительное повышение суммарной величины рефлексy и усиление общей двигательной реакции: Моржик скулил, вертелся, становился передними лапами на кормушку и т. д. Суточное голодание, фенамин в дозах 0,2—0,5 мг/кг вызывали лишь временное восстановление запаздывающих рефлексy.

Поскольку запаздывающие рефлексy не восстанавливались, мы начали переделку запаздывающих рефлексy ■ отставленные рефлексy на 10 сек. Переделка произошла медленно. Первый условный эффект появился на звонок на 16-м сочетании, на свет и касалку — на 22-м сочетании. С 44 сочетания условные рефлексy стали более или менее постоянными. После 26 опытов применения раздражителей с отставлением на 10 сек. время их действия было удлинено до 15 сек. и через 4 опыта на протяжении 12 опытных дней время изолированного действия раздражителей было удлинено до 35 сек., а затем, удлиняя ежедневно время действия раздражителей на 5 сек., отставление было доведено до 3-х минут (см. рис. 9, опыты 497/147—497/187). По мере удлинения времени изолированного действия условных раздражителей суммарная величина рефлексy несколько увеличилась, запаздывание не развилось, оно было несовершенным и при продолжении опытов в камере у Моржика снова развилась сонливость, рефлексy изо дня в день снижались до нуля (см. рис. 9, опыты 497/188/70—497/195/76). В то же время ■ опытах, в присутствии экспериментатора в камере, сонливость Моржика рассеивалась, он становился бодрым, воспроизводились типичные запаздывающие рефлексy (см. рис. 9, опыты 497/196/77—497/200/81).

Примерно такие же результаты получены и в опытах на Бобре и Букете. На рис. 10 приведены величины рефлексy у Бобра за каждую минуту изолированного действия раздражителей. Как видно из приведенных графиков, перед перерывом (см. рис. 10, опыты 312—317) у Бобра были типичные запаздывающие рефлексy с наличием абсолютной фазы торможения запаздывающего рефлексy. После 11-месячного перерыва опыты начали проводить в звуконепроницаемой камере.

В первые опытные дни в камере Бобр вертелся, скулил, лапал, доставал лапой кормушку и т. д., слюноотделение было

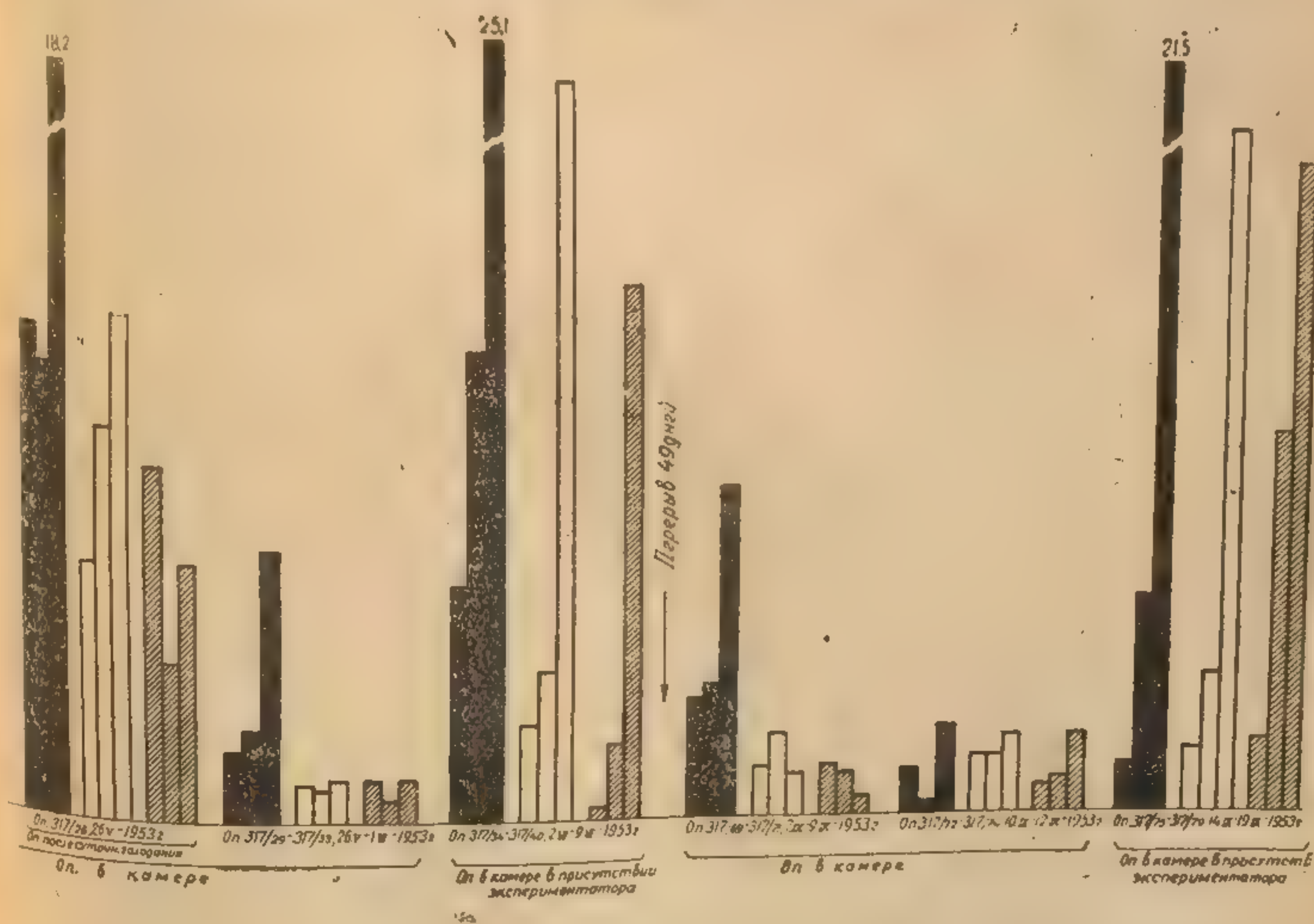
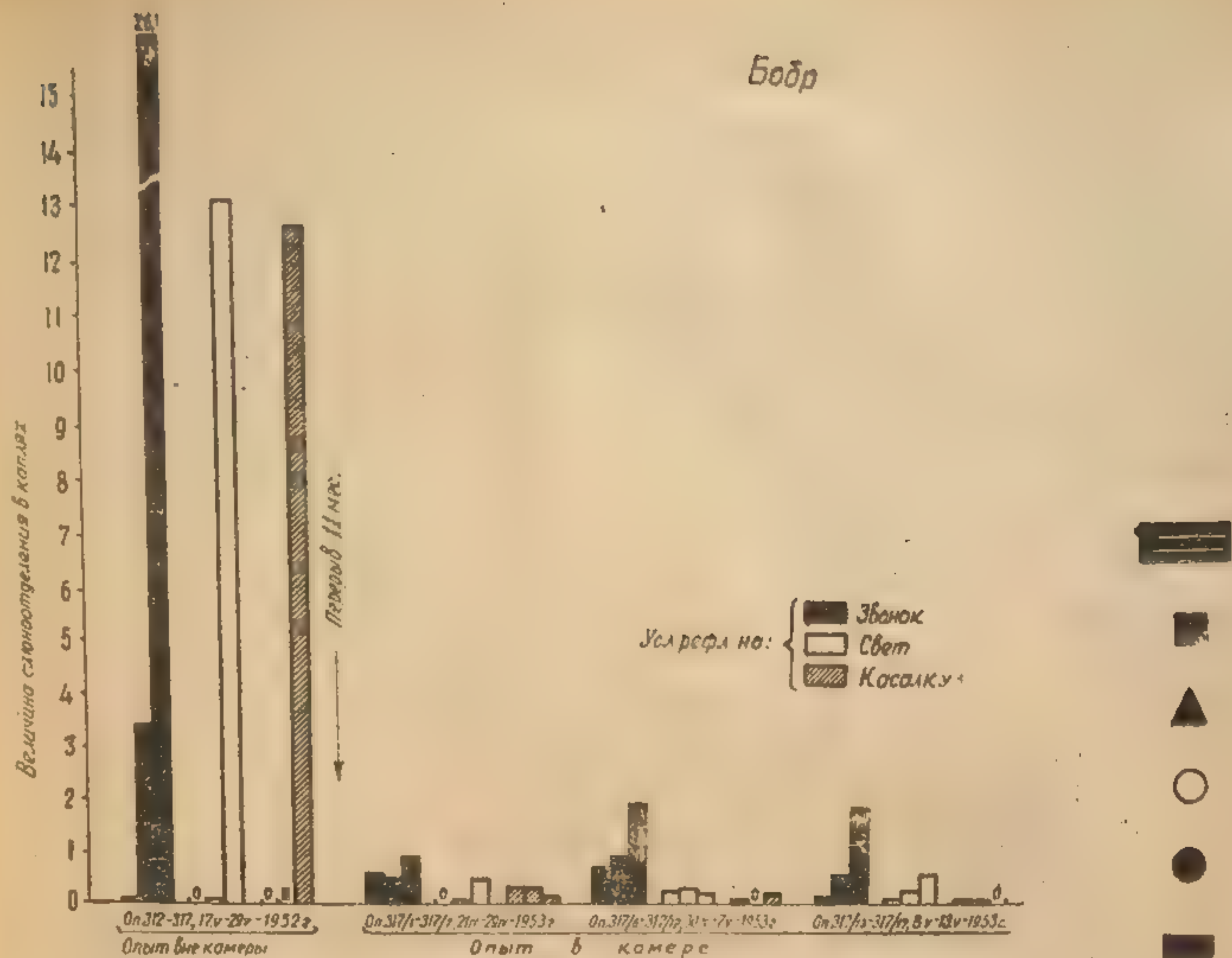


Рис. 10. Восстановление и характер запаздывающих условных рефлексов у Бобра после перерывов различной длительности в их тренировке. Обозначения те же, что на рис. 9. Объяснение см. в тексте.

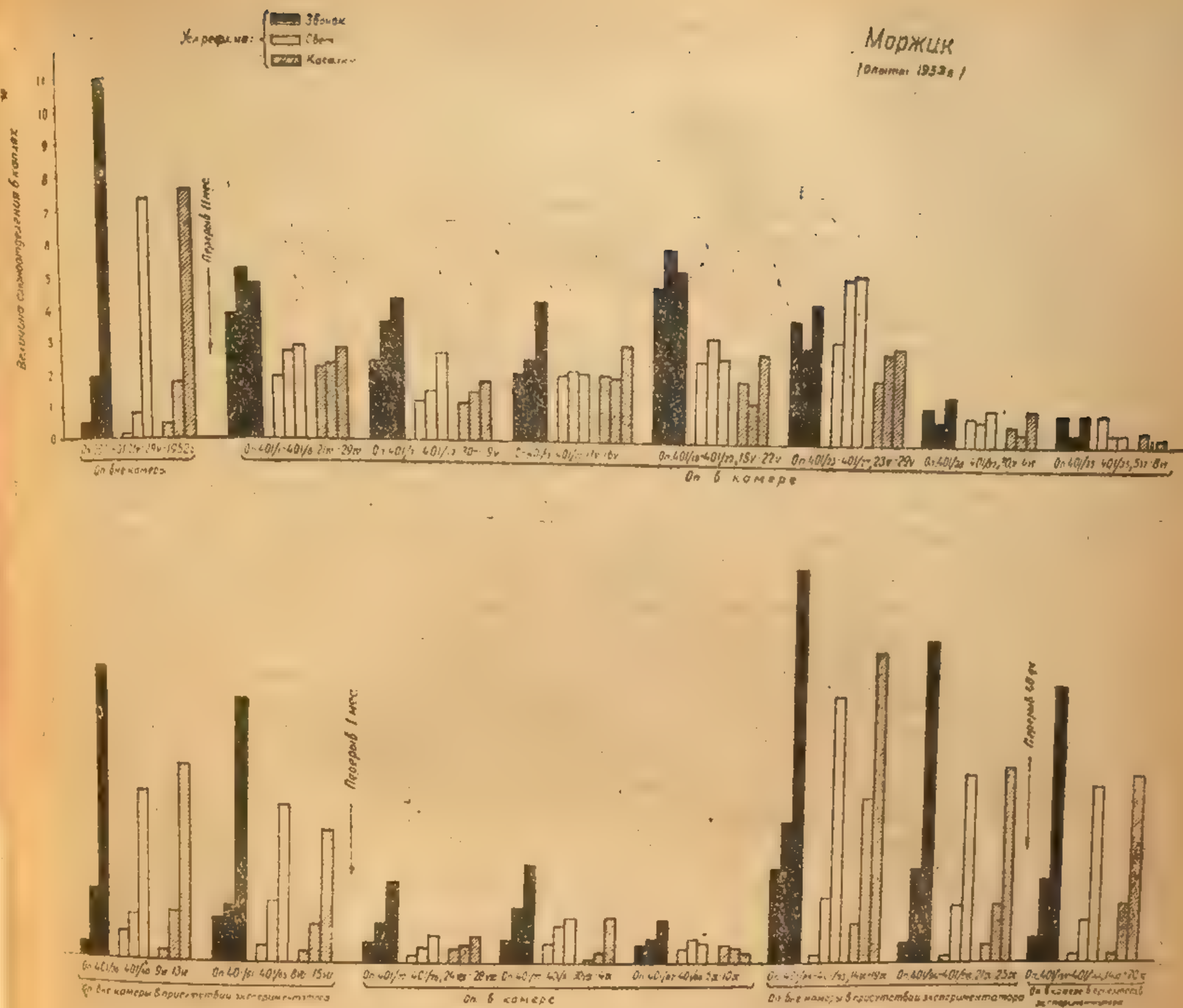


Рис. 11. Восстановление и характер запаздывающих условных рефлексов у Букета после перерывов различной длительности в их тренировке. Обозначения те же, что и на рис. 9. Объяснение см. в тексте.

ты 401/18—401/22; 401/23—401/27). С 28 опыта гипнотизация Букета усилилась, появились гипнотические фазы и рефлекс в конце концов исчезли (см. рис. 11, опыты 401/28—401/32; 401/33—401/35).

При проведении опытов вне камеры, на старом станке, типичные запаздывающие рефлекс были наличны всегда (см. рис. 11, опыты 401/36—401/40; 401/61—401/65). После 30-ти опытов вне камеры, на старом станке, опыты были прерваны на летний период. После летнего перерыва мы снова продолжили опыты в камере, изолировав собаку от экспериментатора. На протяжении первых 10-ти опытов в камере рефлекс, хотя и были резко сниженными, сохраняли запаздывающий характер. В последующих 5-ти опытах с развитием сонливого состояния рефлекс еще больше снизились, слюноотделение было минимальным, хаотичным, рефлекс исчезли (см. рис. 11, опыты 401/72—401/76; 401/77—401/81; 401/82—401/86).

В то же время в опытах на старом станке или же в камере, но в присутствии экспериментатора типичные запаздывающие рефлекс были налицо (см. рис. 11, опыты 401/89—401/93; 401/94—401/98; 401/139—401/144).

Таким образом, наши опыты показали, что выработанные и упроченные запаздывающие рефлекс на систему раздражителей фиксируются в коре головного мозга, долго сохраняются и воспроизводятся в первом же опыте после длительных перерывов в их применении. При этом типичные запаздывающие условные рефлекс после длительных перерывов (в применении их) воспроизводятся лишь при условии наличия всех компонентов обстановки, в которой они были выработаны и упрочены. Так как в наших опытах запаздывающие рефлекс были выработаны и упрочены в присутствии экспериментатора, то ведущим компонентом обстановки стал сам экспериментатор. Как видно из приведенных рис. 9, 10, 11, в опытах на старом станке, с сохранением прежнего расположения раздражителей и т. д., в присутствии экспериментатора, а также в камере в присутствии экспериментатора, восстанавливались и долго сохранялись типичные запаздывающие условные рефлекс.

Эти наши данные в полной мере подтверждают более ранние наблюдения других авторов (А. Д. Сперанский, 1927; Н. В. Виноградов, 1933; Д. И. Соловейчик, 1940 и др.) о роли фактора присутствия экспериментатора при выработке и восстановлении условных рефлекс.

Очевидно, что факторы окружающей обстановки, в которой выработаны, упрочены и долгое время практиковались запаздывающие рефлекс, вошли во временную связь с корковым представительством безусловного пищевого центра и только при их наличии создается оптимальная возбудимость коры головного мозга и быстрое восстановление запаздывающих

рефлексов после длительных перерывов в их тренировке. Наши данные согласуются с данными лаборатории П. С. Купалова (П. С. Купалов, 1948, 1955а; Н. А. Костенецкая, 1953).

В условиях же звуконепроницаемой камеры, при изоляции животного от посторонних раздражителей и от экспериментатора, в силу развития у наших подопытных собак — у одних раньше (Бобр, Моржик), а у других позже (Букет — гипнотического состояния и сна, типичные запаздывающие рефлексы не восстанавливались, а восстановленные очень быстро исчезали.

Изоляция животного и предъявление коре головного мозга развить тормозной процесс в пространственно разных пунктах создают благоприятные условия для иррадиации и суммации торможения. В силу этих обстоятельств неизбежно развивается сонливость и сон подопытных собак.

Развитие гипнотического состояния и сна у животных является основной помехой выработки и длительного сохранения типичных запаздывающих рефлексов на систему раздражителей.

И. П. Павлов, разбирая вопрос о трудности выработки запаздывающего рефлекса, указал, что «при полной изоляции собаки в звуконепроницаемой камере однообразие действует против нас, усиливая склонность к гипнотизации» (Павловские среды, 1949, т. I, стр. 123). В связи с этим запаздывающие рефлексы становятся не прочными и быстро исчезают. Было «решено, чтобы В. В. Рикман в дальнейшем при опытах сидел вместе с собакой. Присутствие экспериментатора доставляет собаке многочисленные раздражения, так как он, как бы ни старался быть неподвижным, все же не может превратиться в деревяшку, делает то или иное движение, его мысли отражаются на выражении лица и т. п. В. В. ведет работу в обыкновенной комнате. Обстановка же звуконепроницаемой камеры при подобных задачах вредит еще больше» (разрядка наша) (Павловские среды, 1949, т. I, стр. 120—121).

Вышеприведенные результаты наших опытов полностью подтверждают справедливость этих указаний И. П. Павлова. Упомянутые высказывания И. П. Павлова еще раз подтверждают наблюдения многих авторов о том, что результат действия условного раздражителя является производным от функционального состояния коры больших полушарий мозга и раздражающего действия раздражителя. При неизменности свойств условного раздражителя результат его действия определяется исходным функциональным состоянием тех корковых пунктов, к которым он адресуется. Из наших опытов следует, что в условиях звуконепроницаемой камеры, т. е. при исключении многих экстероцептивных раздражений, тонус коры головного мозга резко снижается, развивается гипнотическое состояние собаки,

что и приводит к извращению течения запаздывающих рефлексов и к исчезновению их. Наоборот, при повышении тонуса коры головного мозга путем искусственного поддержания бодрого состояния животного (повышение пищевой возбудимости, применение всевозможных внешних раздражений в интервалах между сочетаниями условных раздражителей, присутствие экспериментатора и т. д.) восстанавливаются и воспроизводятся типичные запаздывающие рефлексy.

ВЫВОДЫ

1. В период выработки запаздывающих условных рефлексов перерыв в работе, отдых животного ускоряют процесс их выработки.

2. Скорость восстановления запаздывающих рефлексов на систему раздражителей после 1—3-месячного перерыва зависит от степени упрочения их. Чем больше упрочены рефлексy, тем скорее они восстанавливаются после перерывов в их тренировке.

3. Хорошо упроченные запаздывающие рефлексy на систему раздражителей, как после коротких (1—3 месяца), так и после длительных (9—11 месяцев) перерывов восстанавливаются и воспроизводятся в первые же опытные дни при условии сохранения всех компонентов обстановки, ■ которых они вырабатывались и тренировались.

4. Изоляция животного ■ условиях звуконепроницаемой камеры усиливает и ускоряет наступление гипнотического состояния при действии раздражителей запаздывающих рефлексов. В силу развития гипнотического состояния и сна подопытных собак типичные запаздывающие рефлексy не восстанавливаются, а восстановленные очень быстро исчезают.

5. Искусственное поддержание оптимального тонуса коры головного мозга обеспечивает быстрое восстановление и нормальное течение запаздывающих рефлексов.

6. Прочные запаздывающие рефлексy на систему раздражителей фиксируются в коре головного мозга и долго сохраняются при длительном неприменении их.

* * *

Течение прочных условных запаздывающих рефлексов нарушается под влиянием внешних и внутренних факторов. Особый интерес представляют нарушения при действии различных посторонних экстероцептивных раздражений. Данные собственных исследований влияния посторонних раздражителей различной силы и длительности приводим в IX главе.

ГЛАВА

ВЛИЯНИЕ ПОСТОРОННИХ
РАЗЛИЧНОЙ СИЛЫ
НА ЗАПАЗДЫВАЮЩИЕ РЕФЛЕКСЫ

Проблема растормаживания
начиная с работы И. В. За
запаздывания и угасан
авторов и присталь
50 лет накопл
изучению растормажив
Имеются попыт
в клинической п
заболеваний. Однако ме
временных связей
экспериментальных
растормажива
раздражителей на
И. П. Пав
«недействитель
о том, что эффект
растормаживан
большой, то он торм
от внутреннего
следовательно, не оста
от силы растормажив
вызываемой им
животного. При
зависит так
посторонний раз
рефлекс, изм

ГЛАВА IX

ВЛИЯНИЕ ПОСТОРОННИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНОЙ СИЛЫ И ДЛИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАПАЗДЫВАЮЩИЙ РЕФЛЕКС

Проблема растормаживания условного коркового торможения, начиная с работы И. В. Завадского (1908а) по растормаживанию запаздывания и угасания, была предметом исследования многих авторов и пристального внимания И. П. Павлова. На протяжении 50 лет накоплен большой фактический материал по изучению растормаживания разных видов внутреннего торможения. Имеются попытки использования явления растормаживания в клинической практике для диагностики некоторых заболеваний. Однако механизм растормаживания заторможенных временных связей остается неясным и требует дальнейших экспериментальных исследований.

При изучении растормаживания под влиянием внешних посторонних раздражителей на первый план выступила зависимость эффекта растормаживания от интенсивности растормаживающего агента. И. П. Павлов говорил о ряде интенсивностей тормозов: «недействительная, растормаживающая и тормозящая», о том, что эффект растормаживания наступает лишь при действии растормаживающего агента средней силы. «Если он очень большой, то он тормозит и самый условный рефлекс, и тогда, следовательно, не остается ничего, что могло бы быть освобождено от внутреннего торможения» (см. гл. II). Далее было подмечено, что эффект растормаживания зависит не столько от силы растормаживающего агента, сколько от интенсивности вызываемой им ориентировочной реакции у подопытного животного. При всех равных условиях эффект растормаживания зависит также от прочности тормозного процесса.

Посторонний раздражитель, действующий на запаздывающий рефлекс, изменяет в нем динамическое соотношение обоих

нервных процессов, вызывая перевес то процесса возбуждения, то процесса торможения.

И. В. Завадский (1908а), изучая влияние посторонних раздражителей на течение запаздывающего рефлекса, обратил внимание в основном на эффект растормаживания запаздывания и торможения фазы возбуждения в зависимости от силы растормаживающего агента. Случаи же увеличения рефлекса в деятельную фазу, имевшие место в его опытах (табл. 9, опыт № 13; табл. 11, опыт № 4, № 5, № 10 — дисс., 1908, стр. 114—134—135), он не объяснил. И. В. Завадский лишь отметил, что посторонние раздражители оказывали на фазу возбуждения рефлекса различное влияние, «не поддающееся точному учету» (Дисс., 1908, стр. 140).

Е. Ф. Ларин (1938) при действии посторонних раздражителей на течение запаздывающего оборонительного рефлекса у голубей кроме растормаживания наблюдал усиление деятельной фазы, выражавшееся в более сильных и частых сокращениях лапки голубя. Ларин считал усиление эффекта результатом растормаживания торможения, сопутствующего в период деятельной фазы запаздывающего рефлекса. И. П. Павлов, на основании неопубликованных опытов В. В. Рикмана, считал усиление фазы возбуждения при действии слабых внешних раздражителей следствием суммации возбуждения.

Протоколы опытов И. В. Завадского показывают, что характер кривой условной секреции при растормаживании запаздывания неодинаков. В одних случаях слюноотделение появлялось с началом присоединения действия растормаживающего агента и нарастало до момента подкрепления; в других случаях кривая хода условной секреции имела волнообразный характер. Интенсивность секреции часто нарастала, затем уменьшалась, а к концу действия раздражителей снова нарастала. Волнообразный характер интенсивности слюноотделения при растормаживании запаздывания наблюдала и А. М. Павлова (1945). Однако ни И. В. Завадский, ни А. М. Павлова не анализировали этих фактов.

В связи с этим представляло интерес повторить опыты Завадского, обратив, главным образом, внимание на характер растормаживания и изменения течения фазы возбуждения заставляющего рефлекса при действии посторонних раздражителей различной силы и длительности.

• Методика

Опыты проведены на четырех собаках (Скиф, Моржик, Бобр и Букет), после того как у них были выработаны и более или менее упрочены запаздывающие рефлексy на систему раздражителей.

В качестве посторонних раздражителей мы применили звук,

В день испытания свет лампы включали на время трех минут, в течение которых испытуемый должен был сосчитать количество вспышек. Действие лампы включали спустя три минуты после включения лампы. Один и тот же испытуемый испытывался 2—3 раза в день. Испытания проводились в течение 10 дней. Учитывали количество ошибок. Период запаздывания на то или другое действие, сравнивали с тем же периодом системы предыдущего дня. В тех случаях, когда действовали совместно со вторым испытуемым, запаздывающего сравнивали с величиной рефлексного опыта день.

Результат

Ниже приводим выдержки из динамических испытаний условных раздражающих агентами. Даниловском порядке проведения Вначале рассмотрим резкого сильного звукового Влияние сильного звука (Сил. рефлекса у Скифа на звук опыта

№ опыта	№ опыто	Условный и комбинирован. раздражитель	3
1	2		
1951	535	3в.	
1951	536	3в.	
1951	555	3в.	

получаемый от звукогенератора ЗГ-1 частотой в 1000 гц, силой ■ 85 дб (сильный звук), 60 дб (средней интенсивности) и 43 дб (слабый звук); свет лампы ■ 300 в (сильный раздражитель) и мигающий свет лампы ■ 12 в (слабый раздражитель).

В день испытания действие постороннего раздражителя присоединяли на время трех минут или на время первых полутора или вторых полутора минут отставления. Мы также испытали кратковременное действие постороннего раздражителя средней интенсивности (60 дб), «перекрывая» им лишь на 10 секунд в начале 1, 2, 3, 4, 5 и 6-й полуминуты действие условного раздражителя. Действие комбинированного раздражителя подкрепляли спустя три минуты от начала действия условного раздражителя. Один и тот же комбинированный раздражитель мы испытывали через 1—2 месяца. Каждая комбинация раздражителей испытывалась 2—3 раза. В промежуточные дни между испытаниями проводили обычные опыты. Кроме регистрации слюноотделения, учитывали двигательные реакции подопытных животных. Период запаздывания, величину рефлекса, «перекрываемого» на то или другое время действием постороннего раздражителя, сравнивали с тем же рефлексом и того же порядкового места системы предыдущего опытного дня.

В тех случаях, когда действие постороннего раздражителя испытывали совместно со вторым применением условного раздражителя запаздывающего рефлекса, результат его мы сравнивали с величиной рефлекса при первом его применении в тот же опытный день.

Результаты опытов

Ниже приводим выдержки из протоколов опытов, иллюстрирующих динамику изменения запаздывающих рефлексов при испытании условных раздражителей в комбинации с растормаживающими агентами. Данные опытов приводим не в хронологическом порядке проведенных испытаний.

Вначале рассмотрим результаты испытаний действия постороннего сильного звукового раздражителя.

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на звуковой условный раздражитель (Зв.).

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинирован. раздражитель	Время действия посторон. раздражителя	Период запаздыван. мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6	7
3.IV 1951.	535	Зв.	—	2.03	0 0 0 0 16 16	32
4.IV 1951.	536	Зв. + Сил. Т	3 мин.	2.21	0 0 0 0 2 18	20*)
8.V 1951.	555	Зв.	—	1.59	0 0 0 1 8 15	24

1	2	3	4	5	6	7
9.V 51.	556	Зв. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	1.40	0 0 0 10 12 15	37**
16.IV. 51.	543	Зв. —	—	1.45	0 0 0 7 20 22	49
17.IV. 51.	544	Зв. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	1.50	0 0 0 3 10 13	26*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на световой условный раздражитель (Св).

10.IV 51.	538	Св.	—	0.27	1 0 0 1 2 3	7
11.IV 51.	539	Св. + Сил. Т	3 мин.	1.45	0 0 0 3 2 0	5*)
11.V. 51.	558	Св.	—	2.32	0 0 0 0 0 5	5
12.V. 51.	559	Св. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	1.32	0 0 0 8 6 6	20**)
23.IV 51.	549	Св.	—	2.26	0 0 0 0 2 4	6
23.IV 51.	550	Св. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	2.16	0 0 0 0 3 1	4*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

28.II 51.	511	K ₁₂	—	2.33	0 0 0 0 0 8	8
1.III 51.	512	K ₁₂ + Сил. Т	3 мин.	2.46	0 0 0 0 0 5	5*)
7.III 51.	515	K ₁₂	—	2.40	0 0 0 0 0 6	6
8.III 51.	516	K ₁₂ + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	1.50	0 0 0 2 1 7	10**)
12.IV 51.	540	K ₁₂	—	1.50	0 0 0 2 8 10	20
13.IV 51.	541	K ₁₂ + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	2.58	0 0 0 0 0 1	1*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на звуковой условный раздражитель (Зв.).

12.II 51.	388	Зв.	—	2.18	0 0 0 0 5 11	16
13.II 51.	389	Зв. + Сил. Т	3 мин.	2.21	0 0 0 0 2 3	5*)
25.IV 51.	439	Зв.	—	2.05	0 0 0 0 7 15	22
26.IV 51.	440	Зв. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- мин.	2.03	0 0 0 0 2 6	8**)
24.V 51.	453	Зв.	—	2.07	0 0 0 0 4 11	15
25.V 51.	454	Зв. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	1.46	0 0 0 1 0 1	2*)

19.II 51.	344	Зв.	—	—	—	—
20.II 51.	395	Св.	—	—	—	—
18.V 51.	450	Св.	—	—	—	—
21.V 51.	451	Св. + Сил. Т	—	—	—	—

10.V 51.	444	Св.	—	—	—	—
11.V 51.	445	Св. + Сил. Т	—	—	—	—

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

16.IV 51.	432	K ₁₂	—	—	—	—
17.IV 51.	433	K ₁₂ + Сил. Т	—	—	—	—
5.VI 51.	457	K ₁₂	—	—	—	—
16.V 51.	448	K ₁₂	—	—	—	—
		K ₁₂ + Сил. Т	—	—	—	—

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

9.V 52.	305	Зв.	—	—	—	—
13.V 52.	308	Зв. + Сил. Т	—	—	—	—
22.V 52.	295	Зв.	—	—	—	—
23.V 52.	296	Зв. + Сил. Т	—	—	—	—

30.V 51.	260	Св.	—	—	—	—
31.V 51.	261	Св. + Сил. Т	—	—	—	—
32.V 51.	265	Св.	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на световой условный раздражитель.

19.II 51	344	Св.	—	2.16	0 0 0 0 1 8	9
20.II 51	395	Св. + Сил. Т	3 мин.	0.09	1 1 0 3 6 7	18*)
18.V 51	450	Св.	—	2.26	0 0 0 0 1 7	8
21.V 51	451	Св. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	0.46	0 1 0 7 6 3	17**)
10.V 51	444	Св.	—	2.05	0 0 0 0 3 9	12
11.V 51	445	Св. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.45	0 0 0 2 0 1	3*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

16.IV 51	432	K ₁₂	—	2.07	0 0 0 0 5 8	13
17.IV 51	433	K ₁₂ + Сил. Т	3 мин.	0.10	1 2 3 6 7 8	27*)
5.VI 51	457	K ₁₂	—	2.40	0 0 0 0 0 5	5
		K ₁₂ + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	0.10	1 2 3 6 4 2	18**)
16.V 51	448	K ₁₂	—	2.23	0 0 0 0 1 7	8
		K ₁₂ + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.16	0 0 1 0 0 2	3*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

9.V 52	305	Зв.	—	1.42	0 0 0 2 8 14	24
		Зв. + Сил. Т	3 мин.	1.17	0 0 3 7 10 11	31*)
13.V 52	308	Зв.	—	1.56	0 0 0 2 7 18	27
		Зв. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	1.32	0 0 0 10 12 13	35**)
22.V 52	295	Зв.	—	1.51	0 0 0 2 8 11	21
23.V 52	296	Зв. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.50	0 0 0 1 1 3	4*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на световой раздражитель (Св.).

30.V 51	260	Св.	—	0.10	2 0 0 0 0 7	9
31.V 51	261	Св. + Сил. Т	минуты.	0.05	2 0 1 5 11 13	32*)
5.VI 51	265	Св.	—	2.30	0 0 0 0 0 9	9

1	2	3	4	5	6	7
6.VI 51.	266	Св. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	0.05	2 1 10 10 9 12	44**)
29.IV 52.	300	Св.	—	2.02	0 0 0 0 7 8	15
		Св. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	2.15	0 0 0 0 4 5	9*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

22.VI 51.	279	K ₁₂	—	2.20	0 0 0 0 6 9	15
23.VI 51.	280	K ₁₂ + Сил. Т	3 мин.	1.50	0 0 0 1 4 8	13
26.VI 51.	280	K ₁₂	—	2.15	0 0 0 0 3 6	9
27.VI 51.	282	K ₁₂ + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.31	0 0 0 15 12 14	41**)
12.V 52.	307	K ₁₂	—	2.14	0 0 0 0 4 9	13
		K ₁₂ + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты	2.03	0 0 0 0 2 :	3*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.).

16.IV 51.	322	Зв.	—	2.40	0 0 0 0 0 9	9
17.IV 51.	323	Зв. + Сил. Т	3 мин.	0.35	0 1 1 0 8 5	15*)
24.IV 51.	328	Зв.	—	2.25	0 0 0 0 2 8	10
25.IV 51.	329	Зв. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты	0.40	0 2 7 8 9 9	35**)
3.V 51.	333	Зв.	—	2.40	0 0 0 0 0 9	9
4.V 51.	334	Зв. + Сил. Т	4, 5, 6 полу- минуты.	2.05	0 0 0 0 2 3	5*)

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на световой условный раздражитель (Св.).

8.V 51.	327	Св.	—	2.03	0 0 0 0 5 5	10
9.V 51.	338	Св. + Сил. Т	3 мин.	0.05	1 1 2 4 6 4	18*)
6.V 52.	388	Св.	—	2.07	0 0 0 0 4 3	7
8.V 52.	389	Св. + Сил. Т	1, 2, 3 полу- минуты.	0.03	2 1 2 3 3 2	13*)

3

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

352 K₁₂

353 K₁₂ - Сил. Т

361 K₁₂ - Сил. Т

391 K₁₂

392 K₁₂ + Сил. Т

Примечание: * — ориентир

— включение и выключение

Как видно из приведенных данных, запаздывающих рефлексов при одной и той же длительности одного и того же постоянного раздражителя, был неодинаков.

Так, у Скифа присоединение вого раздражения на время изоли светового и кожно-механического вызвало незначительное удлинение или меньшей степени торможения Букета, наоборот, при этом в запаздывания и усиление эффекта включения испытания у Букета «перекрытие» постоянного звукового условного раздражителя и резкое запаздывания и действия светового раздражителя вызывало фазы возбуждения. Прерывистая полторы минуты от раздражителей, у Скифа, Букета изолированного раздражителя иногда интенсивности запаздывания (см. оп. на 52 г., 9.VI 51 г.). Запаздывание на звуковой раздражитель, но присоединение же сильного кожно-механического раздражителя

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние сильного звука (Сил. Т — 85 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

30.V 51.	352	K_{12}	—	1.10	0 0 1 2 4 6	13
31.V 51.	353	$K_{12} + \text{Сил. Т}$	3 мин.	0.05	2 0 2 1 3 4	12*)
9.VI 51.	361	K_{12}	—	2.10	0 0 0 0 6 6	12
		$K_{12} + \text{Сил. Т}$	1, 2, 3 полу- минуты	0.40	0 2 1 1 3 2	9**)
10.V 52.	391	K_{12}	—	2.07	0 0 0 0 4 5	9
12.V 52.	392	$K_{12} + \text{Сил. Т}$	4, 5, 6 полу- минуты	1.56	0 0 0 1 1 2	4*)

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение,
** — на включение и выключение постороннего раздражителя.

Как видно из приведенных данных, характер изменения течения запаздывающих рефлексов у наших подопытных собак, при одной и той же длительности одновременного действия одного и того же постороннего сильного звука и условных раздражителей, был неодинаков.

Так, у Скифа присоединение постороннего сильного звукового раздражения на время изолированного действия звукового, светового и кожно-механического условного раздражителя вызывало незначительное удлинение тормозной фазы и в большей или меньшей степени торможение фазы возбуждения. У Бобра и Букета, наоборот, при этом возникало растормаживание запаздывания и усиление эффекта фазы возбуждения рефлекса, за исключением испытания у Букета комбинации $K_{12} + \text{Сил. Т}$. У Моржика «перекрытие» посторонним сильным звуком времени действия звукового условного раздражителя вызывало удлинение запаздывания и резкое торможение фазы возбуждения; «перекрытие» же действия светового или кожно-механического условного раздражителя вызывало растормаживание и усиление фазы возбуждения. Прекращение действия сильного звука, спустя полторы минуты от начала совместного действия раздражителей, у Скифа, Бобра и Букета вызывало усиление интенсивности условного слюноотделения в течение полутора минут изолированного действия условного раздражителя. При этом иногда интенсивность слюноотделения снижалась к концу отставления (см. оп. на Бобре от 13.V 52 г., на Букете от 6 и 8.V 52 г., 9.VI 51 г.). У Моржика прекращение звука на фоне запаздывания на звуковой условный раздражитель не усиливало запаздывание, но резко тормозило фазу возбуждения. Присоединение же сильного звука к действию светового или кожно-механического раздражителя вызывало растормаживание

вание, а прекращение спустя полторы минуты, — уменьшение секреторного эффекта к концу отставления.

Применение постороннего сильного звука в комбинации с условными раздражителями на время вторых полутора минут их действия, т. е. на время течения фазы возбуждения, у всех наших подопытных собак вызывало резкое ее торможение.

Применение постороннего звукового раздражителя меньшей интенсивности (60 дб) также вызывало неодинаковые изменения запаздывающих рефлексов.

Ниже приводим данные испытаний.

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинирован. раздражитель	Время действия посторон. раздражителя	Период запаздыван. мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6	7

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на звуковой условный раздражитель (Зв.).

23.I 51.	485	Зв.	—	1.48	0 0 0 2 10 27	39
24.I 51.	486	Зв. + Ср. Т.	3 мин.	0.29	1 5 2 1 18 29	56*)
26.IV 51.	551	Зв.	—	1.45	0 0 0 5 13 20	38
27.IV 51.	552	Зв. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу-минуты	2.03	0 0 0 0 11 9	20*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на световой условный раздражитель (Св.).

11.I 51.	480	Св.	—	2.25	0 0 0 0 2 11	13
12.I 51.	481	Св. + Ср. Т.	3 мин.	0.13	1 1 0 5 7 5	19*)
29.I 51.	490	Св.	—	2.10	0 0 0 0 7 11	18
30.I 51.	491	Св. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу-минуты	0.09	1 1 1 4 7 10	24**
23.II 51.	507	Св.	—	2.20	0 0 0 0 3 10	13
24.II 51.	508	Св. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу-минуты	1.43	0 0 0 3 9 10	22*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на звуковой условный раздражитель (Зв.).

6.II 50.	347	Зв.	—	2.10	0 0 0 0 10 25	35
7.II 50.	348	Зв. + Ср. Т.	3 мин.	2.50	0 0 0 0 0 3	3*)
25.II 50.	361	Зв.	—	2.05	0 0 0 0 5 12	17
26.II 50.	362	Зв. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу-минуты	2.34	0 0 0 0 0 12	12**)
8.I 51.	369	Зв.	—	2.21	0 0 0 0 3 14	17
9.I 51.	370	Зв. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу-минуты	2.44	0 0 0 0 0 7	7*)

1	2	3	4	5	6	7
Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на световой условный раздражитель (Св.).						
21.IX 50.	304	Св.	—	1.55	0 0 0 1 2 4	7
		Св. + Ср. Т.	3 мин.	1.50	0 0 0 1 2 6	9*)
29.IX 50.	310	Св.	—	2.29	0 0 0 0 1 7	8
		Св. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу- минуты	1.35	0 0 0 2 1 3	6**)
10.X 50.	314	Св.	—	2.50	0 0 0 0 0 8	8
11.X 50.	315	Св. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу- минуты	2.50	0 0 0 0 0 1	1*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

13.XI 50.	331	K ₁₂	—	2.16	0 0 0 0 2 6	8
14.XI 50.	332	K ₁₂ + Ср. Т.	3 мин.	0.35	0 1 0 1 2 2	6*)
20.XI 50.	337	K ₁₂	—	2.35	0 0 0 0 0 5	5
21.XI 50.	338	K ₁₂ + Ср. Т.	1, 2, 3 полу- минуты	1.20	0 0 1 4 2 2	9**)
23.I 51.	378	K ₁₂	—	2.20	0 0 0 0 3 12	15
24.I 51.	379	K ₁₂ + Ср. Т.	4, 5, 6 полу- минуты	2.52	0 0 0 0 0 2	2*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

27.II 51.	185	Зв.	—	2.07	0 0 0 0 10 25	35
28.II 51.	186	Зв. + Ср. Т.	3 мин.	1.22	0 0 1 8 13 25	47*)
2.IV 51.	214	Зв.	—	2.05	0 0 0 0 13 23	36
3.IV 51.	215	Зв. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу- минуты	1.10	0 0 8 12 8 14	42**)
23.IV 51.	232	Зв.	—	2.20	0 0 0 0 4 20	24
24.IV 51.	233	Зв. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу- минуты	2.45	0 0 0 0 0 8	8*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на световой условный рефлекс (Св.).

10.IV 51.	221	Св.	—	2.10	0 0 0 0 4 8	12
11.IV 51.	222	Св. + Ср. Т.	3 мин.	0.37	0 4 0 8 11 9	32*)
11.V 51.	245	Св.	—	2.20	0 0 0 0 3 9	12
12.V 51.	246	Св. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу- минуты	0.15	2 2 1 11 10 11	37**)

1	2	3	4	5	6	7
21.V 51.	252	Св.	—	2.25	0 0 0 0 3 7	10
22.V 51.	253	Св. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу- минуты.	2.40	0 0 0 0 0 7	7*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

1.II 51.	165	K_{12}	—	1.20	0 0 4 8 10 7	29
2.II 51.	166	$K_{12} + \text{Ср. Т}$	3 мин.	0.15	2 1 3 2 8 8	24*)
11.VI 51.	270	K_{12}	—	2.55	0 0 0 0 0 6	6
12.VI 51.	271	$K_{12} + \text{Ср. Т}$	1, 2, 3 полу- минуты.	0.35	0 1 1 4 3 6	15*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.).

26.II 51.	280	Зв.	—	1.45	0 0 0 5 10 12	27
27.II 51.	281	Зв. + Ср. Т.	3 мин.	1.51	0 1 5 8 7 10	31*)
6.III 51.	287	Зв.	—	2.15	0 0 0 0 7 10	17
8.III 51.	288	Зв. + Ср. Т.	1, 2, 3 полу- минуты	0.10	2 3 5 5 7 11	33**)
11.V 51.	340	Зв.	—	1.35	0 0 0 1 6 7	14
12.V 51.	341	Зв. + Ср. Т.	4, 5, 6 полу- минуты	1.38	0 0 0 3 6 8	17*)

Влияние звука средней интенсивности (Ср. Т — 60 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

12.II 51.	268	K_{12}	—	1.20	0 0 1 0 1 5	7
13.II 51.	269	$K_{12} + \text{Ср. Т}$	3 мин.	0.05	2 2 3 3 4 6	20*)
10.IV 51.	317	K_{12}	—	2.35	0 0 0 0 0 5	5
11.IV 51.	318	$K_{12} + \text{Ср. Т}$	1, 2, 3 полу- минуты	0.05	3 1 3 7 5 5	24**)
27.VI 51.	372	K_{12}	—	1.43	0 0 0 3 4 6	13
		$K_{12} + \text{Ср. Т}$	4, 5, 6 полу- минуты	1.55	0 0 0 1 1 6	8*)

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение;
** — на включение и выключение постоянного раздражителя.

Применение звука средней интенсивности в комбинации с условным звуковым, световым и кожно-механическим условным раздражителем на протяжении всего времени их действия или же на время первых полутора минут у Скифа, Бобра и Букета вызывало растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения. При этом интенсивность слюноотделения к концу 6-й полминуты отставления иногда уменьшалась. Присоедине-

ние постороннего раздражителя на время фазы возбуждения у Скифа вызывало торможение ее на звуковой условный раздражитель и усиление на световой; у Бобра — торможение как на звуковой, так и на световой; у Букета — усиление на звуковой и торможение на кожно-механический условный раздражитель. У Моржика применение постороннего звука средней интенсивности ■ комбинации со звуковым условным раздражителем в течение трех минут или же ■ течение вторых полутора минут вызывало усиление запаздывания и торможение фазы возбуждения. Применение того же постороннего звука в комбинации со световым или кожно-механическим условным раздражителем в течение трех минут или в течение первых полутора минут вызывало незначительное растормаживание и, как правило, угнетение фазы возбуждения рефлекса. Присоединение постороннего звука на время фазы возбуждения вызывало резкое ее угнетение.

Применение слабого постороннего звукового раздражителя также вызывало изменения ■ течении запаздывающих рефле-

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинирован. раздражитель	Время действия посторон. раздражителя	Период запаздыван. мин., сек.	Величина условного эффекта ■ капля слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6	7

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на звуковой условный раздражитель (Зв.).

25.IX	50	467	Зв.	—	1.48	0 0 0 3 7 17	27
26.IX	50	418	Зв. + Сл. Т	3 мин.	1.48	0 0 0 4 7 17	28
30.IX	50	422	Зв.	—	2.11	0 0 0 0 10 26	36
			Зв. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	2.07	0 0 0 0 10 22	32
12. X	50	427	Зв.	—	1.40	0 0 0 2 12 18	32
			Зв. + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.46	0 0 0 1 14 14	29

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на световой условный раздражитель (Св.).

26.VI	50	398	Св.	—	2.15	0 0 0 0 2 7	9
27.VI	50	399	Св. + Сл. Т	3 мин.	1.55	0 0 0 1 9 10	20*)
1.VII	50	401	Св.	—	1.55	0 0 0 1 2 5	8
3.VII	50	402	Св. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	0.10	1 1 1 3 5 7	18**)
19.IX	50	412	Св.	—	2.20	0 0 0 0 1 6	7
20.IX	50	413	Св. + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	2.21	0 0 0 0 3 10	13*)

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Скифа на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

30.V 50	380	K_{12}	—	2.15	0 0 0 0 3 7	10
31.V 50	381	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	3 мин.	2.25	0 0 0 0 2 10	12
8.VI 50	388	K_{12}	—	2.10	0 0 0 0 5 6	11
9.VI 50	389	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	1, 2, 3 полу- минуты	2.10	0 0 0 0 4 9	13
14.VI 50	393	K_{12}	—	1.20	0 0 1 2 4 5	12
15.VI 50	394	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	4, 5, 6 полу- минуты,	1.35	0 0 0 1 10 12	27*)

Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Моржика на звуковой условный раздражитель (Зв.).

4.V 50	240	Зв.	—	2.10	0 0 0 0 4 8	12
5.V 50	241	Зв. + Сл. Т	3 мин.	2.00	0 0 0 0 3 7	10*)
19.VI 50	281	Зв.	—	2.20	0 0 0 0 2 10	12
		Зв. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.45	0 0 0 2 4 6	12**)
27.VI 50	284	Зв.	—	2.15	0 0 0 0 3 10	13
		Зв. + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.45	0 0 0 1 2 5	8

Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Моржика на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

10.III 50	216	K_{12}	—	2.05	0 0 0 0 3 5	8
11.III 50	217	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	3 мин.	2.30	0 0 0 0 0 3	3*)
13.V 50	254	K_{12}	—	2.15	0 0 0 0 2 7	9
14.V 50	255	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	1, 2, 3 полу- минуты,	1.31	0 0 0 8 9 9	26**)
26.V 50	263	K_{12}	—	2.25	0 0 0 0 1 7	8
27.V 50	264	$K_{12} + \text{Сл. Т}$	4, 5, 6 полу- минуты	2.25	0 0 0 0 1 3	4*)

Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

23.I 51	157	Зв.	—	2.15	0 0 0 0 5 18	23
24.I 51	158	Зв. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	0.35	0 1 1 7 8 9	26*)
10.III 51	195	Зв.	—	2.05	0 0 0 0 10 20	30
12.III 51	196	Зв. + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	2.20	0 0 0 0 6 20	26

1	2	3
Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).		
25.V 50	88	Св.
25.V 50	89	Св. + Сл. Т
25.VI 50	101	Св.
25.VI 50	102	Св. + Сл. Т
Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Бобра на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).		
16.IV 51	222	K_{12}
17.IV 51	227	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
25.V 51	256	K_{12}
25.V 51	257	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
26.VI 51	268	K_{12}
26.VI 51	269	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.).		
31.I 51	238	Зв.
41.I 51	239	Зв. + Сл. Т
18.I 51	250	Зв.
19.I 51	251	Зв. + Сл. Т
11.III 51	261	Зв.
21.III 51	262	Зв. + Сл. Т
Влияние слабого звука (Сл. Т—43 дб) на течение запаздывающего реф. лекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).		
21.IX 50	158	K_{12}
21.IX 50	159	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
21.IX 50	165	K_{12}
21.IX 50	166	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
21.IX 50	181	K_{12}
21.IX 50	182	$K_{12} + \text{Сл. Т}$
Примечание: * — на включение и		

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего реф-
лекса у Бобра на световой условный раздражитель (Св.).

25.X 50	88	Св.	—	1.30	0 0 0 1 12 13	26
26.X 50	89	Св. + Сл. Т	3 мин.	0.15	2 0 2 5 8 9	26*)
13.XI 50	101	Св.	—	2.35	0 0 0 0 0 10	10
14.XI 50	102	Св. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.35	0 0 0 4 1 6	11

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего реф-
лекса у Бобра на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

16.IV 51	222	K ₁₂	—	2.36	0 0 0 0 0 9	9
17.IV 51	227	K ₁₂ + Сл. Т	3 мин.	2.20	0 0 0 0 1 7	8
25.V 51	256	K ₁₂	—	1.40	0 0 0 4 6 3	13
26.V 51	257	K ₁₂ + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.10	0 0 1 10 7 7	25**
8.VI 51	268	K ₁₂	—	2.45	0 0 0 0 0 4	4
9.VI 51	269	K ₁₂ + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	2.37	0 0 0 0 0 7	7

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего реф-
лекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.).

3.I 51	238	Зв.	—	1.35	0 0 0 5 5 13	23
4.I 51	239	Зв. + Сл. Т	3 мин.	0.32	0 1 2 3 4 8	18
18.I 51	250	Зв.	—	1.20	0 0 1 6 10 15	32
19.I 51	251	Зв. + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.14	0 0 5 3 8 12	28
1.II 51	261	Зв.	—	1.15	0 0 1 5 8 8	22
2.II 51	262	Зв. + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.50	0 0 0 1 6 11	18

Влияние слабого звука (Сл. Т — 43 дб) на течение запаздывающего реф-
лекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

18.IX 50	158	K ₁₂	—	0.05	2 0 1 1 4 4	12
19.IX 50	159	K ₁₂ + Сл. Т	3 мин.	0.33	0 3 2 2 3 2	12*)
26.IX 50	165	K ₁₂	—	2.15	0 0 0 0 2 7	9
27.IX 50	166	K ₁₂ + Сл. Т	1, 2, 3 полу- минуты	1.10	0 0 2 4 5 5	16
20.X 50	181	K ₁₂	—	0.21	1 1 0 4 5 4	15
21.X 50	182	K ₁₂ + Сл. Т	4, 5, 6 полу- минуты	1.40	0 0 0 1 2 3	6

Примечание: *) — ориентировочная реакция на включение,
** — на включение и выключение постороннего раздражителя.

ксов. Однако, характер изменений был несколько иным (см. данные испытаний).

Как видно из приведенных протоколов опытов, применение слабого постороннего звукового раздражителя ■ комбинации с условным звуковым в течение всего времени отставления не вызвало изменения течения запаздывающего рефлекса у Скифа. Применение же в течение лишь тормозной фазы (начальные 1—1,5 минуты действия раздражителя) вызывало незначительное угнетение условного эффекта фазы возбуждения на 6-й полминуте, т. е. к моменту подкрепления. Те же комбинации постороннего слабого звука со световым условным раздражителем вызвали растормаживание запаздывания и резкое усиление фазы возбуждения рефлекса, а ■ комбинации с кожно-механическим — лишь незначительное усиление фазы возбуждения. Присоединение слабого постороннего звука к условным раздражителям в течение времени фазы возбуждения вызывало резкое ее усиление на световой и кожно-механический и торможение на звуковой условный раздражители. У Моржика при трехминутном действии комбинированного раздражителя наблюдалось торможение фазы возбуждения, причем сильнее в комбинации со слабыми условными раздражителями. Прекращение действия слабого звука спустя полторы минуты от начала совместного действия комбинированных раздражителей вызывало появление секреторного эффекта на продолжающееся действие условного раздражителя с последующим торможением условного эффекта на звонок и усилением на кожно-механический раздражитель. Применение слабого звука ■ течение времени фазы возбуждения у Моржика вызывало небольшое ее торможение. Применение слабого постороннего звука в комбинации со звуковым или со световым условным раздражителем ■ течение трех минут их действия или в течение первых 1—1,5 минут, т. е. в течение времени тормозной фазы, вызывало у Бобра растормаживание запаздывания и угнетение фазы возбуждения. При этом конечная величина условного эффекта была такой же, как и в контрольных опытах (см. оп. 23.I, 24.I 1951; 25.X, 26.X 1950). Применение слабого постороннего звука в комбинации с кожно-механическим условным раздражителем в течение всего периода отставления не вызывало изменений ■ течении запаздывающего рефлекса. Применение же действия постороннего раздражителя на фоне начала фазы возбуждения, вызвало ориентировочную реакцию у Бобра, что и привело к резкому усилению фазы возбуждения рефлекса (см. оп. 25.V, 26.V 1951). Присоединение слабого постороннего звука к действию условных раздражителей на время фазы возбуждения вызывало незначительное ее угнетение на звуковой и усиление на кожно-механический условный раздражитель. У Букета

Условный и комбинированный раздражитель	Э	Сторонний раздражитель		
		2	3	4
Условного света	375	Зв.	Сил. Св.	Зв.
Эффекта у Скифа на звуковой	378	Зв.	Зв. + Сил. Св.	Зв.
Опыт на фоне постоянного	385	Зв.	Зв. + Сил. Св.	Зв.
Условного света	386	Зв.	Сил. Св.	Зв.
Эффекта у Скифа на световой	319	Св.	Св. + Сил. Св.	Св.
Опыт на фоне постоянного	520	Св.	Св. + Сил. Св.	Св.
Условного света	328	Св.	Св. + Сил. Св.	Св.
Эффекта у Скифа на звуковой	329	Зв.	Зв. + Сил. Св.	Зв.
Опыт на фоне постоянного	334	Зв.	Зв. + Сил. Св.	Зв.
Условного света	335	Св.	Св. + Сил. Св.	Св.

(как это видно из приведенных данных) при испытании одновременного действия постороннего слабого звукового раздражителя ■ комбинации с условным звуковым или кожно-механическим как ■ течение всего времени отставления, так и ■ течение времени фазы торможения имело место растормаживание запаздывания и торможение фазы возбуждения. Присоединение слабого постороннего звука на время фазы возбуждения вызывало ее угнетение ■ большей степени на кожно-механический условный раздражитель и в меньшей степени на звуковой (см. оп. 1.II, 2.II, 1951; 20.X, 21.X 1950).

При испытании действия постороннего сильного и слабого светового раздражения в различные моменты течения запаздывающего рефлекса получены также неодинаковые результаты.

Приводим данные опытов.

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинированный раздражитель	Время действия постороннего раздражителя	Период запаздывания мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6	7

Влияние сильного света (Сил. Св.— 300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на звуковой условный раздражитель (Зв.).

22.V 50	375	Зв.	—	1.45	0 0 0 1 3 18	22
		Зв. + Сил.Св.	3 мин.	2.00	0 0 0 0 8 10	18*)
27.V 50	378	Зв.	—	2.25	0 0 0 0 1 12	13
		Зв. + Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.35	0 0 0 0 0 13	13*)

Опыты на фоне повышенной пищевой возбудимости (суточный пищевой рацион уменьшен наполовину)

5.VI 50	385	Зв.	—	0.35	0 1 1 18 26 22	68
6.VI 50	386	Зв. + Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.20	0 0 4 24 20 18	66*)

Влияние сильного света (Сил. Св.— 300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на световой условный раздражитель.

12.III 51	519	Св.	—	2.29	0 0 0 0 1 11	12
14.III 51	520	Св. + Сил.Св.	3 мин.	2.58	0 0 0 0 0 1	1*)
24.XII 49	328	Св.	—	2.25	0 0 0 0 1 8	9
26.XII 49	329	Св. + Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.50	0 0 0 0 0 1	1*)
4.V 50	364	Св.	—	0.45	0 1 0 0 5 6	12
5.V 50	365	Св. + Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.50	0 0 0 0 0 1	1*)

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на кожно-механический условный раздражитель.

21.III 51	526	K ₁₂	—	1.31	0 0 0 1 1 9	11
22.III 51	527	K ₁₂ +Сил.Св.	3 мин.	2.29	0 0 0 0 1 8	9
3.XI 49	301	K ₁₂	—	2.15	0 0 0 0 7 13	20
4.XI 49	302	K ₁₂ +Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	1.35	0 0 0 3 7 7	17
21.XII 49	325	K ₁₂	—	2.25	0 0 0 0 1 9	10
22.XII 49	326	K ₁₂ +Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.21	0 0 0 0 5 3	8

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего условного рефлекса у Моржика на звуковой условный раздражитель (Зв.).

19.XII 50	356	Зв.	—	2.32	0 0 0 0 0 12	12
20.XII 50	357	Зв.+Сил.Св.	3 мин.	2.01	0 0 0 0 9 14	23*)
27.X 50	156	Зв.	—	2.10	0 0 0 0 4 8	12
28.X 50	157	Зв.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.21	0 0 0 0 1 6	7**)
9.XI 50	165	Зв.	—	2.10	0 0 0 0 4 10	14
10.XI 50	166	Зв.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	—	0 0 0 0 0 0	0*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика на световой условный раздражитель (Св.).

16.XI 50	334	Св.	—	2.22	0 0 0 0 1 8	9
17.XI 50	335	Св.+Сил.Св.	3 мин.	—	0 0 0 0 0 0	0*)
29.XI 49	181	Св.	—	2.20	0 0 0 0 4 5	9
30.XI 49	182	Св.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	—	0 0 0 0 0 0	0*)
27.XII 49	194	Св.	—	2.35	0 0 0 0 0 7	7
28.XII 49	195	Св.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	—	0 0 0 0 0 0	0*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего условного рефлекса у Моржика на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

27.XI 50	343	K ₁₂	—	2.16	0 0 0 0 1 6	7
28.XI 50	344	K ₁₂ +Сил.Св.	3 мин.	2.33	0 0 0 0 0 3	3*)
23.II 50	202	K ₁₂	—	2.12	0 0 0 0 2 3	5
24.II 50	203	K ₁₂ +Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.55	0 0 0 0 0 1	1*)

1	2	3	4	5	6	7
1.III 50	260	K ₁₂	—	2.20	0 0 0 0 3 6	9
2.III 50	207	K ₁₂ +Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	—	0 0 0 0 0 0	0*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

15.V 52	310	Зв.	—	1.45	0 0 0 3 6 18	27
		Зв.+Сил.Св.	3 мин.	0.10	1 2 4 6 9 10	32*)
19.IV 51	229	Зв.	—	2.30	0 0 0 0 0 21	21
20.IV 51	230	Зв.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.05	2 1 0 6 8 11	28**)
26.IV 52	298	Зв.	—	1.47	0 0 0 2 8 16	26
		Зв.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	4.42	0 0 0 1 5 8	14*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на световой условный раздражитель (Св.).

27.IV 51	236	Св.	—	2.05	0 0 0 0 2 11	13
28.IV 51	237	Св.+Сил.Св.	3 мин.	0.15	2 0 1 4 5 10	22*)
8.V 51	242	Св.	—	0.03	2 0 0 0 0 6	8
		Св.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.10	1 0 0 1 0 8	10*)
16.V 51	249	Св.	—	1.40	0 0 0 4 8 9	21
		Св.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.40	0 0 0 3 5 6	14*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Бобра на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

21.III 51	204	K ₁₂	—	2.10	0 0 0 0 3 5	8
22.III 51	205	K ₁₂ +Сил.Св.	3 мин.	0.05	5 5 3 5 11 8	37*)
23.III 51	210	K ₁₂	—	2.31	0 0 0 0 0 12	12
29.III 51	211	K ₁₂ +Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.33	0 1 1 5 10 14	31**)
6.IV 51	218	K ₁₂	—	2.10	0 0 0 0 3 6	9
7.IV 51	219	K ₁₂ +Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.10	0 0 0 0 1 3	4*)

1	2	3	4	5	6	7
Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.)						
6.VII 50	128/81	Зв.	—	1.30	0 0 0 2 8 16	26
7.VII 50	129/82	Зв.+Сил.Св.	3 мин.	0.10	2 1 1 1 3 8	16*)
13.XI 50	198	Зв.	—	1.15	0 0 3 5 5 6	19
14.XI 50	199	Зв.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.20	1 2 0 4 4 4	15**)
25.XII 50	231	Зв.	—	1.35	0 0 0 5 8 10	23
26.XII 50	232	Зв.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.45	0 0 0 4 8 6	18*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на световой условный раздражитель (Св.).

23.VI 50	118/71	Св.	—	2.28	0 0 0 0 1 5	6
		Св.+Сил.Св.	3 мин.	2.10	0 0 0 0 2 5	7*)
21.IX 50	161	Св.	—	2.23	0 0 0 0 2 4	6
22.IX 50	162	Св.+Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.15	0 0 0 0 1 2	3**)
24.X 50	185	Св.	—	2.15	0 0 0 0 3 6	9
25.X 50	186	Св.+Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.40	0 0 0 1 0 1	2*)

Влияние сильного света (Сил. Св.—300 в) на течение запаздывающего рефлекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K₁₂).

5.V 50	101/54	K ₁₂	—	0.40	0 2 0 1 1 5	9
		K ₁₂ +Сил.Св.	3 мин.	0.20	1 1 2 2 2 3	11*)
24.VII 50	141/94	K ₁₂	—	1.25	0 0 2 3 5 5	15
25.VII 50	142/95	K ₁₂ +Сил.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.05	1 1 2 2 2 2	10**)
12.IX 50	153	K ₁₂	—	1.15	0 0 3 7 4 5	19
		K ₁₂ +Сил.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.05	0 0 1 4 5 4	14*)

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение,
** — на включение и выключение постороннего раздражителя.

Действие сильного света (Л-300 в) в сочетании со звуковым, световым или кожно-механическим условными раздражителями в течение трех минут у Скифа вызывало удлинение запаздывания и торможение фазы возбуждения рефлекса. Особенно резкое торможение фазы возбуждения имело место в од-
ноименном, зрительном анализаторе.

У Моржика — незначительное усиление условного эффекта

на звонок, полное торможение эффекта на световой и незначительное на кожно-механический условный раздражитель.

У Бобра — резкое растормаживание запаздывания с последующим уменьшением интенсивности слюноотделения к концу отставления на звуковой и световой условные раздражители и усилением на кожно-механический раздражитель.

У Букета — растормаживание запаздывания и торможение фазы возбуждения рефлекса на звуковой и кожно-механический условный раздражитель.

Применение сильного светового раздражителя в комбинации с условными раздражителями в течение фазы возбуждения во всех случаях и у всех подопытных собак вызывало торможение условного эффекта. Особенно резко тормозилась фаза возбуждения рефлекса на световой условный раздражитель.

При одновременном действии комбинированных раздражителей в течение первых полутора минут, т. е. на время периода тормозной фазы у Скифа и Моржика, наблюдалось удлинение запаздывания и торможение фазы возбуждения, за исключением комбинации светового постороннего раздражителя с кожно-механическим условным раздражителем, вызвавшего у Скифа незначительное растормаживание запаздывания. У Бобра — растормаживание по тормозной фазе рефлекса на звуковой и кожно-механический условный раздражители; у Букета — растормаживание запаздывания условного рефлекса на звонок и на кожно-механический условный раздражитель и торможение фазы возбуждения рефлекса на световой условный раздражитель.

При одних и тех же испытаниях степень торможения фазы возбуждения рефлекса у наших подопытных собак была разной. Так, у Бобра фаза возбуждения тормозилась незначительно, а у Моржика она полностью затормаживалась.

Слабый посторонний световой раздражитель (Л-12в) не вызывал столь резких изменений запаздывающих рефлексов, как это имело место при действии сильного постороннего света (см. данные испытаний).

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинирован. раздражитель	Время действия посторон. раздражителя	Период запаздыван. мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6	7

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего рефлекса у Скифа на звуковой раздражитель (Зв.).

26.I 51	488	Зв.	—	1.58	0 0 0 1 12 22	35
26.I 51	489	Зв. + Сл.Св.	3 мин.	2.19	0 0 0 0 9 23	32
19.II 51	504	Зв.	—	1.55	0 0 0 1 19 23	43
20.II 51	505	Зв. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу-минуты	1.50	0 0 0 6 20 24	50*)
						191

1	2	3	4	5	6	7
16.III 51	521	Зв.	—	1.58	0 0 0 1 7 15	23
17.III 51	522	Зв. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.20	0 0 0 0 5 16	21

Примечание: * — ориентировочная реакция на выключение света и резкая двигательно-пищевая реакция на кормушку.

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Скифа на световой условный раздражитель (Св.).

20.XI 50	449	Св.	—	2.26	0 0 0 0 1 8	9
21.XI 50	450	Св. + Сл.Св.	3 мин.	2.37	0 0 0 0 0 7	7
7.XII 50	458	Св.	—	2.18	0 0 0 0 3 10	13
8.XII 50	459	Св. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.25	0 0 0 0 2 7	9
4.I 51	474	Св.	—	2.23	0 0 0 0 3 18	21
5.I 51	475	Св. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.23	0 0 0 0 5 17	22

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Скифа на кожно-механический раздражитель (K₁₂).

10.X 50	425	K ₁₂	—	2.42	0 0 0 0 0 6	6
11.X 50	426	K ₁₂ + Сл.Св.	3 мин.	2.17	0 0 0 0 2 6	8
16.X 50	429	K ₁₂	—	2.32	0 0 0 0 0 10	10
17.X 50	430	K ₁₂ + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.31	0 0 0 0 0 9	9
31.X 50	441	K ₁₂	—	2.18	0 0 0 0 2 7	9
		K ₁₂ + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.33	0 0 0 0 0 8	8

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Моржика на звуковой условный раздражитель (Зв.).

26.I 51	381	Зв.	—	1.56	0 0 0 1 4 9	14
27.I 51	382	Зв. + Сл.Св.	3 мин.	2.04	0 0 0 0 8 19	27***
9.III 51	405	Зв.	—	2.18	0 0 0 0 3 11	14
10.III 51	406	Зв. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.37	0 0 0 4 12 15	31***

Примечание: *** — сильная двигательно-пищевая реакция на кормушку.

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Моржика на световой условный раздражитель (Св.).

11.I 51	372	Св.	—	2.29	0 0 0 0 1 7	8
12.I 51	373	Св. + Сл.Св.	3 мин.	2.25	0 0 0 0 2 8	10*)
16.III 51	410	Св.	—	2.20	0 0 0 0 1 7	8
17.III 51	411	Св. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	2.26	0 0 0 0 2 5	7

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Моржика на кожно-механический раздражитель (K₁₂).

2.I 51	365	K ₁₂	—	2.20	0 0 0 0 2 6	8
3.I 51	366	K ₁₂ + Сл.Св.	3 мин.	2.18	0 0 0 0 1 7	8
15.II 51	391	K ₁₂	—	2.34	0 0 0 0 0 6	6
16.II 51	392	K ₁₂ + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	0.34	0 1 0 0 0 5	6

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Бобра на звуковой условный раздражитель (Зв.).

29.XI 50	114	Зв.	—	2.31	0 0 0 0 0 18	18
30.XI 50	115	Зв. + Сл.Св.	3 мин.	1.05	0 0 2 10 12 13	37***
21.XI 50	131	Зв.	—	2.05	0 0 0 0 4 13	17
22.XI 50	132	Зв. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	1.20	0 0 3 7 7 14	31***
11.I 50	150	Зв.	—	2 10	0 0 0 0 8 15	23
12.I 51	151	Зв. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.37	0 0 0 5 11 17	33***

Влияние слабого света (Сл. Св.— 12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Бобра на световой условный раздражитель (Св.).

29.I 51	163	Св.	—	2.12	0 0 0 0 4 9	13
30.I 51	164	Св. + Сл.Св.	3 мин.	2.05	0 0 0 0 2 8	10
6.II 51	168	Св.	—	2.31	0 0 0 0 0 14	14
7.II 51	169	Св. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	1.35	0 0 0 3 2 8	13

Опыты на фоне повышенной пищевой возбудимости

15.II 51	175	Св.	—	2.01	0 0 0 11 12 13	22
16.II 51	176	Св. + Сл.Св.	4, 5, 6 полу- минуты	1.33	0 0 0 0 9 13	36**

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Влияние слабого света (Сл. Св.—12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Бобра на кожно-механический раздражитель (K_{12}).

2.X 50	72	K_{12}	—	2.25	0 0 0 0 1 6	7
3.X 50	73	$K_{12} + \text{Сл.Св.}$	3 мин.	0.06	2 3 4 10 8 10	37***
20.X 50	84	K_{12}	—	2.10	0 0 0 0 6 9	15
21.X 50	85	$K_{12} + \text{Сл.Св.}$	1, 2, 3 полу- минуты	0.15	1 0 2 5 3 4	15***
31.X 50	93	K_{12}	—	0.35	0 1 0 4 4 2	11
1.XI 50	94	$K_{12} + \text{Сл.Св.}$	4, 5, 6 полу- минуты	1.38	0 0 0 2 2 5	9

Примечание: *** — сильная двигательно-пищевая реакция на
условный раздражитель и кормушку.

Влияние слабого света (Сл. Св.—12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Букета на звуковой условный раздражитель (Зв.).

14.III 51	294	Зв.	—	1.42	0 0 0 2 3 6	11
15.III 51	295	Зв. + Сл.Св.	3 мин.	1.48	0 0 0 2 4 6	12
23.III 51	302	Зв.	—	1.35	0 0 0 5 9 11	25
24.III 51	303	Зв. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	1.33	0 0 0 2 9 11	22

Влияние слабого света (Сл. Св.—12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Букета на световой условный раздражитель (Св.).

25.I 51	255	Св.	—	0.20	1 1 1 4 7 7	21
		Св. + Сл.Св.	3 мин.	0.18	1 1 3 6 6 7	24
22.II 51	277	Св.	—	2.06	0 0 0 0 3 6	9
23.II 51	278	Св. + Сл.Св.	1, 2, 3 полу- минуты	2.07	0 0 0 0 2 8	10

Влияние слабого света (Сл. Св.—12 в) на течение запаздывающего реф-
лекса у Букета на кожно-механический условный раздражитель (K_{12}).

7.II 51	265	K_{12}	—	0.45	0 1 2 4 6 4	17
		$K_{12} + \text{Сл.Св.}$	1, 2, 3 полу- минуты	1.25	0 0 1 4 6 5	16
29.III 51	307	K_{12}	—	1.37	0 0 0 4 3 5	12
		$K_{12} + \text{Сл.Св.}$	4, 5, 6 полу- минуты	1.30	0 0 0 3 5 6	14*)

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение,
** — на включение ■ выключение постороннего раздражителя.

Применение постороннего слабого/светового раздражителя
(Л-12 в) в комбинации с условными раздражителями в течение
трех минут у Скифа, Букета и Моржика не вызвало столь рез-
ких изменений запаздывающих рефлексов, как это имело место
при испытании сильного постороннего света, за исключением

сочетания Зв.+Сл. Св., вызвавшего, наряду с удлинением запаздывания, резкое усиление фазы возбуждения рефлекса у Моржика. У Бобра комбинации — Зв.+Сл. Св. и K_{12} +Сл. Св. вызвали растормаживание запаздывания и резкое усиление условно-рефлекторной секреторной и двигательной-пищевой реакций. Отметим, что включение постороннего света и его выключение вызывало у Бобра ориентировочную реакцию слабой интенсивности.

Комбинирование раздражителей в течение тормозной фазы, а также фазы возбуждения у Скифа, Моржика и Букета не вызвали изменения течения рефлексов, за исключением комбинаций «Зв.+Сл. Св.— 1, 2, 3 полуминуты» у Скифа и «Зв.+Сл. Св.— 4, 5, 6 полуминуты» у Моржика, вызвавшие усиление деятельной фазы рефлекса.

У Бобра комбинированные раздражители Зв.+Сл. Св.— 1, 2, 3 полуминуты и K_{12} +Сл. Св.— 1, 2, 3 полуминуты вызвали растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения рефлекса на соответствующий условный раздражитель. Комбинированный раздражитель Зв.+Сл. Св.— 4, 5, 6-я полуминуты, а также Св.+Сл. Св.— 4, 5, 6-я полуминуты, испытанный на фоне повышенной пищевой возбудимости Бобра, также вызвали усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса.

Мы также испытывали кратковременное действие постороннего звукового раздражителя средней интенсивности (60 дб), присоединяя его лишь на время 10-ти секунд в начале 1, 2, 3, 4, 5, 6-й полуминут действия условного раздражителя.

Вышеизложенные данные говорят о том, что посторонний раздражитель средней интенсивности в сочетаниях со световым или кожно-механическим условным раздражителем вызывал четкий эффект растормаживания, запаздывания у Бобра и Букета. В связи с этим основные опыты по испытанию кратковременного действия растормаживающего агента мы провели на Бобре и Букете. Некоторые испытания проведены и на Моржике. Из 48-и проведенных испытаний получены в основном одинаковые результаты, поэтому приведем результаты лишь отдельных испытаний.

Влияние кратковременного действия постороннего звукового раздражителя средней интенсивности на течение запаздывающих рефлексов у Бобра.

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинированный раздражитель и время его действия	Период запаздывания, мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6
31. III 52	287	Св. Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 1-й полуминуты	1.45 0.15	0 0 0 3 5 7 2 0 1 3 6 8	15 20*

1	2	3	4	5	6
21. V 52	313	Св. —	2.17	0 0 0 0 3 10	13
		Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 2-й полуминуты	0.50	0 2 7 6 8 14	37*
28.IV 52	299	Св. —	2.00	0 0 0 0 9 8	17
		Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 3-й полуминуты	1.35	0 0 0 3 7 11	21*
22.IV 52	295	Св. —	2.21	0 0 0 0 3 10	13
		Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 4-й полуминуты	1.34	0 0 0 2 7 13	22*
22. V 52	314	K ₁₂ —	2.03	0 0 0 0 6 7	13
		K ₁₂ +Ср. Т. 10 сек. в начале 1-й полуминуты	0.15	2 0 0 1 2 9	14*
29. V 52	317	K ₁₂ —	2.14	0 0 0 0 1 8	12
		K ₁₂ +Ср. Т. 10 сек. в начале 2-й полуминуты	0.46	0 2 2 4 8 10	26*
30.IV 52	301	K ₁₂ —	1.59	0 0 0 1 7 10	18
		K ₁₂ +Ср. Т. 10 сек. в начале 3-й полуминуты	1.37	0 0 0 1 10 13	24*
		Ср. Т.	—	0 0 0 0 0 0	0

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение, ** — на включение и выключение постороннего раздражителя.

Применение тона средней интенсивности в течение 10-ти секунд в начале 5 и 6-й полуминуты изолированного действия условного раздражителя вызывало торможение рефлекса.

Такие же результаты были получены и в опытах на Букете и Моржике. В опытах на Моржике мы не наблюдали усиления фазы возбуждения рефлекса при кратковременном действии растормаживающего агента. Приводим данные некоторых испытаний.

Влияние кратковременного действия постороннего звукового раздражителя средней интенсивности (Ср. Т.) на течение запаздывающего рефлекса у Моржика.

Дата опыта	№ опыта	Условный и комбинирован. раздражитель и время его действия	Период запаздывания, мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
1	2	3	4	5	6
21. V 52	494	K ₁₂ —	1.59	0 0 0 1 1 3	5
196		K ₁₂ +Ср. Т. 10 сек. в начале 2-й полуминуты	0.21	1 2 1 0 2 3	9*)

1	2	3	4	5	6
22. V 52	495	Св. —	2.28	0 0 0 0 1 6	7
		Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 1-й полуминуты	0.17	2 0 0 0 1 5	8*)
23. V 52	496	Зв. —	2.17	0 0 0 0 2 7	9
		Зв.+Ср. Т. 10 сек. в начале 1-й полуминуты	0.16	2 1 0 0 4 6	13*)
16.IV 52	476	Св.	2.05	0 0 0 0 1 6	7
		Св.+Ср. Т. 10 сек. в начале 6-й полуминуты	2.20	0 0 0 0 1 2	3*)
8.IV 52	472	K ₁₂ +Ср. Т. 10 сек. в начале 6-й полуминуты	2.20	0 0 0 0 2 0	2*)

Примечание: * — ориентировочная реакция на включение,
 ** — на включение и выключение постороннего раздражителя.

Применение постороннего звукового раздражителя средней интенсивности длительностью 10 секунд в начале первой полуминуты вызвало кратковременное растормаживание запаздывания, а применение его в начале 6-й полуминуты — торможение фазы возбуждения рефлекса.

Приведенные испытания показывают, что для изменения запаздывающего рефлекса достаточно кратковременного действия растормаживающего агента. Характер этого изменения зависит от момента присоединения постороннего раздражителя к действию условного, т. е. от момента развития запаздывающего рефлекса.

Кратковременное действие растормаживающего агента в начале первой полуминуты вызывало ограниченное во времени растормаживание запаздывания. Как правило, растормаживание возникало после прекращения действия постороннего раздражителя, и возникшая секреторная реакция длилась в течение первой, а иногда и второй полуминут действия условного раздражителя, а затем она снижалась до нуля и снова появлялась на 3—4-й полуминуте и нарастала к концу отставления подкрепления. При 10-секундном действии растормаживающего агента в начале 2, 3 или 4-й полуминуты интенсивность начавшегося слюноотделения вследствие растормаживания, как правило, не уменьшалась, а нарастала к концу отставления. Десятисекундное действие растормаживающего агента в начале 5 или 6-й полуминут отставления на фоне условной секреции, как правило, вызывало торможение слюноотделения.

Обсуждение результатов

Посторонние раздражители, которые мы применяли с целью изучения их влияния на запаздывающий рефлекс, вызывали у

наших подопытных собак ориентировочную реакцию. Ориентировочная реакция возникала как на начало действия постороннего раздражителя, так и на его прекращение. Характер ориентировочных реакций на один и тот же посторонний раздражитель у животных был различный. У Скифа ориентировочная реакция проявлялась в повороте головы в сторону источника постороннего раздражителя и в фиксировании, адекватно его природе, ушным или зрительным анализатором. Интенсивность и длительность ориентировочной реакции зависела от физической силы постороннего агента.

У Моржика ориентировочная реакция была очень сложной и разнообразной. Сильный посторонний раздражитель в начальный момент действия вызывал у него пассивно-оборонительную, а затем активную ориентировочно-исследовательскую реакцию. Более слабые посторонние раздражители вызывали с самого начала активную ориентировочно-исследовательскую реакцию. Моржик искал источник звука, прислушивался, присматривался и т. д.

У Бобра, в силу доминирования возбудимости пищевого центра, ориентировочная реакция чаще всего принимала пищевую «окраску». После быстрого поворота головы в сторону источника раздражителя (при его появлении или прекращении) возникала двигательно-пищевая реакция на кормушку.

Букет реагировал на начало и прекращение применения сильного раздражителя кратковременной пассивно-оборонительной, а затем ориентировочной реакцией и двигательно-пищевой на кормушку. На более слабые раздражители реагировал кратковременным, мимолетным поворотом головы в сторону их размещения.

Полученные нами данные по изучению влияния посторонних раздражителей различной силы и длительности их действия на запаздывающий рефлекс согласуются с данными, полученными ранее И. В. Завадским (1907, 1908а); П. Н. Николаевым, 1910; В. В. Беляковым, 1911; В. В. Рикманом, 1932а; А. М. Павловой, 1945 и др.

Согласно воззрениям И. П. Павлова (см. гл. II), все извращения течения запаздывающих рефлексов, возникающие под влиянием посторонних раздражителей, можно свести к результатам действия четырех законов:

1) иррадиации и концентрации, 2) отрицательной индукции, 3) суммации и 4) предела.

В наших опытах очень четко выступили закономерности иррадиации и концентрации отрицательной индукции и суммации.

Так, применение сильных посторонних раздражителей (звук — 85 дб, свет Л-300 в) в комбинации с условными в течение фазы возбуждения рефлекса во всех случаях и у всех наших подопытных собак вызывало торможение фазы возбуж-

дения. Посторонние раздражители меньшей интенсивности, но вызывавшие сильную ориентировочную реакцию (Моржик) также вызывали торможение рефлекса.

В большинстве случаев торможение фазы возбуждения, которое мы наблюдали при испытании совместного действия комбинированных раздражителей как в течение всего времени запаздывающего рефлекса, так и в течение тормозной фазы или фазы возбуждения, сопровождалось ориентировочной реакцией на первые моменты действия новой комбинации раздражителей или на прекращение действия постороннего раздражителя. Следовательно, возникшее возбуждение при сильной ориентировочной реакции механизмом отрицательной индукции тормозило фазу возбуждения запаздывающего рефлекса. При этом степень торможения зависела как от интенсивности ориентировочной реакции на применение комбинированных раздражителей, так и от пространственных отношений корковых пунктов, к которым адресовались примененные в комбинации раздражители.

Но кроме торможения фазы возбуждения, в наших опытах очень четко выступило явление растормаживания запаздывания и усиление фазы возбуждения. Растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения. Растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения возникали при испытании комбинации раздражителей, которые не вызывали сильной и длительной ориентировочной реакции. Растормаживание запаздывания и усиление рефлекса чаще возникало при испытании совместного применения раздражителей в течение трех минут или в течение первых полутора минут от начала изолированного действия условного раздражителя. Степень растормаживания запаздывания и усиления рефлекса была неодинакова у наших подопытных собак. Особенно рельефно эти изменения запаздывающих рефлексов проявились у Бобра, а затем у Букета, у которых ориентировочная реакция на применение комбинированного раздражителя очень быстро сменялась пищевой реакцией. Кроме того, степень растормаживания запаздывания и усиления активной фазы рефлекса зависела от силы постороннего и условного раздражителей, от расположения корковых пунктов, к которым адресовались раздражители, примененные в комбинации, от пищевой возбудимости подопытных животных и т. д.

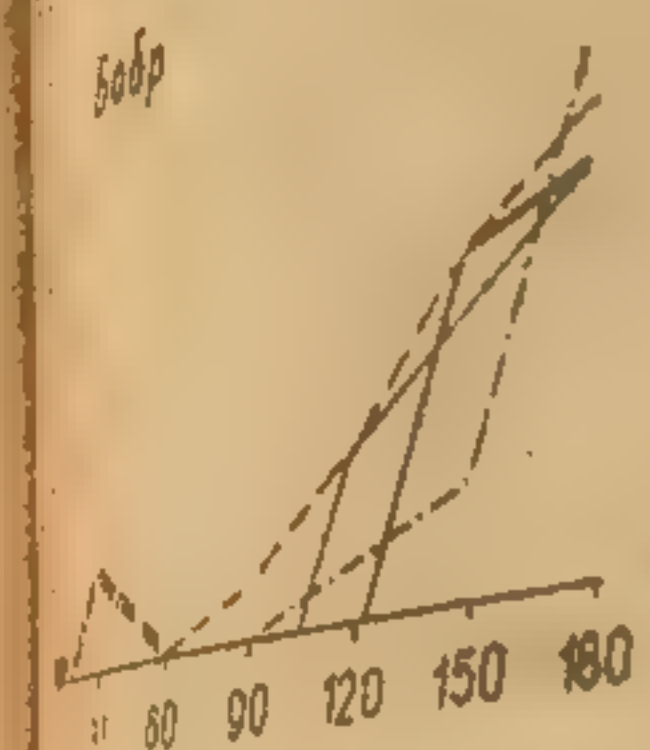
Растормаживание периода запаздывания и усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса обусловлено свойством иррадиации и суммации возбуждения. Возбуждение, возникшее при действии постороннего раздражителя, иррадирует по коре больших полушарий, суммируется с существующим латентным возбуждением первой тормозной фазы рефлекса и растормаживает ее, а суммируясь с явным возбуждением второй фазы рефлекса вызывает ее усиление.

Данное утверждение согласуется с представлением И. П. Павлова о природе тормозной фазы запаздывающего рефлекса. И. П. Павлов считал, что «недеятельная» фаза запаздывающего рефлекса представляет собой фазу скрытого возбуждения, что возбуждение при этом только временно «маскируется», «заслоняется», «задерживается», тормозится, а при растормаживании «условный рефлекс выступает целиком» (И. П. Павлов, 1951, т. IV, стр. 104—105).

При испытаниях посторонних раздражителей в комбинации с условным в течение трех минут или же в течение лишь первых полутора минут от начала изолированного действия условного раздражителя часто растормаживание появлялось не сразу, а спустя некоторое время от момента совместного действия раздражителей. При этом возникало лишь в большей или меньшей степени укорочение периода запаздывания и соответственно удлинение времени фазы возбуждения запаздывающего рефлекса. Это дает основание считать, что период, предшествующий появлению видимой фазы возбуждения, является наиболее неустойчивым и легко поддающимся растормаживанию. При этом, как правило, в силу суммации возбуждений интенсивность слюноотделения нарастала к моменту присоединения подкрепления. Однако в некоторых случаях имело место небольшое снижение секреции к моменту подкрепления. Снижение интенсивности слюноотделения к моменту подкрепления наблюдалось как при действии слабых, так и более сильных растормаживающих агентов, как в сочетании с сильными, так и с более слабыми условными раздражителями. Поэтому мы считаем, что причиной наблюдаемого снижения интенсивности условной секреции не может быть лишь следствием влияния отрицательной индукции. Возможно, что при упомянутых условиях снижение интенсивности условной секреции к моменту присоединения безусловного раздражителя является результатом «конфликта» двух возбуждений — наличного и возбуждения, вызванного посторонним раздражителем. Не исключено также, особенно в случаях применения комбинации более сильных раздражителей, что данное снижение секреции обусловлено и появлением запредельного торможения в силу суммации двух возбуждений, как полагал И. П. Павлов на основании опытов И. В. Завадского и В. В. Рикмана.

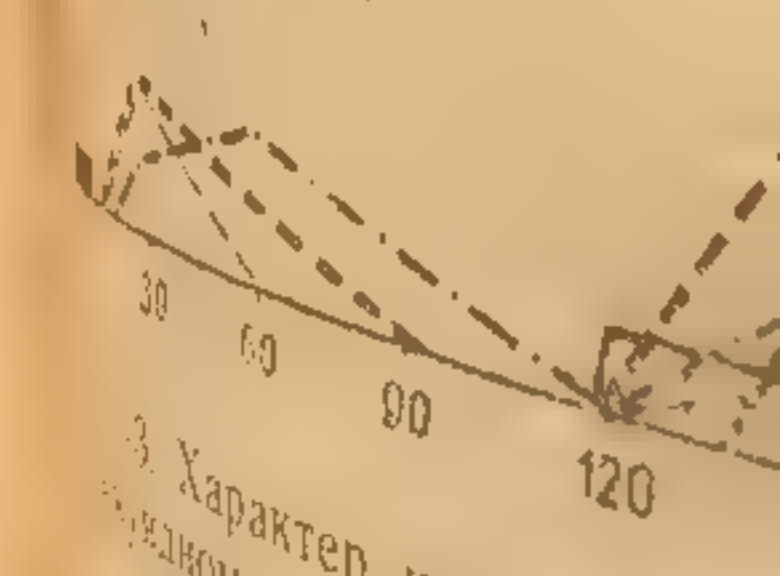
В тех случаях, когда растормаживание возникало с первого момента действия постороннего раздражителя, интенсивность слюноотделения была неодинаковой в течение времени изолированного действия условного раздражителя. В одних случаях интенсивность секреции равномерно нарастала, в других — снижалась в течение короткого времени, а затем снова нарастала к моменту присоединения безусловного раздражения. Такое снижение секреции, наблюдавшееся, главным образом, на второй полуминуте отставления, особенно четко выступало при

современном приме
первой полуминуте
12 и 13). При
на короткое вре
в начале второй и



12. Характер изменения за
время действия расторма
10 сек. в начале 1. 2. 3. 4
изменения растормаживающего
по оси абсцисс. Цифры по
в капл. сл.; по

Моржик



3. Характер изменения
время действия расторма
черная линия — ход
при комбинации с пост
на свет; пунктирная —
не снижалос
Такой характер те
является следс
возбуждения с
силы торможения, э
следовательно, за
торможения зав
по коре больши

кратковременном применении растормаживающего агента ■ начале первой полуминуты действия условного раздражителя (рис. 12 и 13). При присоединении растормаживающего агента на короткое время к действию условного раздражителя в начале второй и особенно третьей полуминуты, слю-

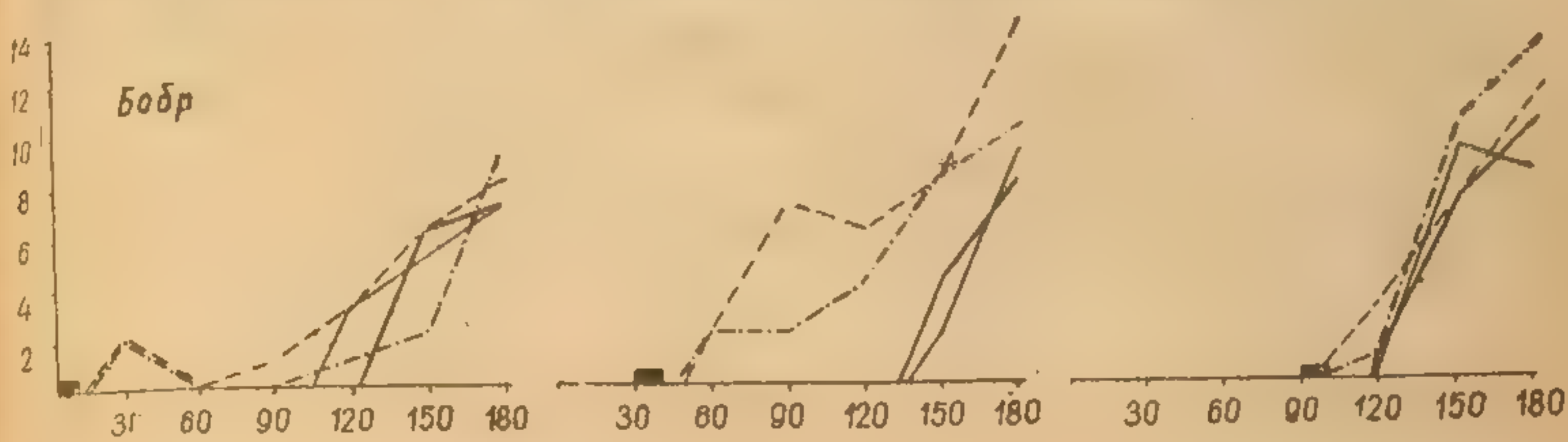


Рис. 12. Характер изменения запаздывающих рефлексов у Бобра при кратковременном действии растормаживающего агента (звук силой 60 дб) в течение 10 сек. в начале 1, 2, 3, 4 и 6 полуминуты отставления. Длительность применения растормаживающего агента обозначена ■ в виде черных квадратов по оси абсцисс. Цифры по оси ординат — величина условного эффекта в капл. сл.; по абсц.— время отставл. в сек.

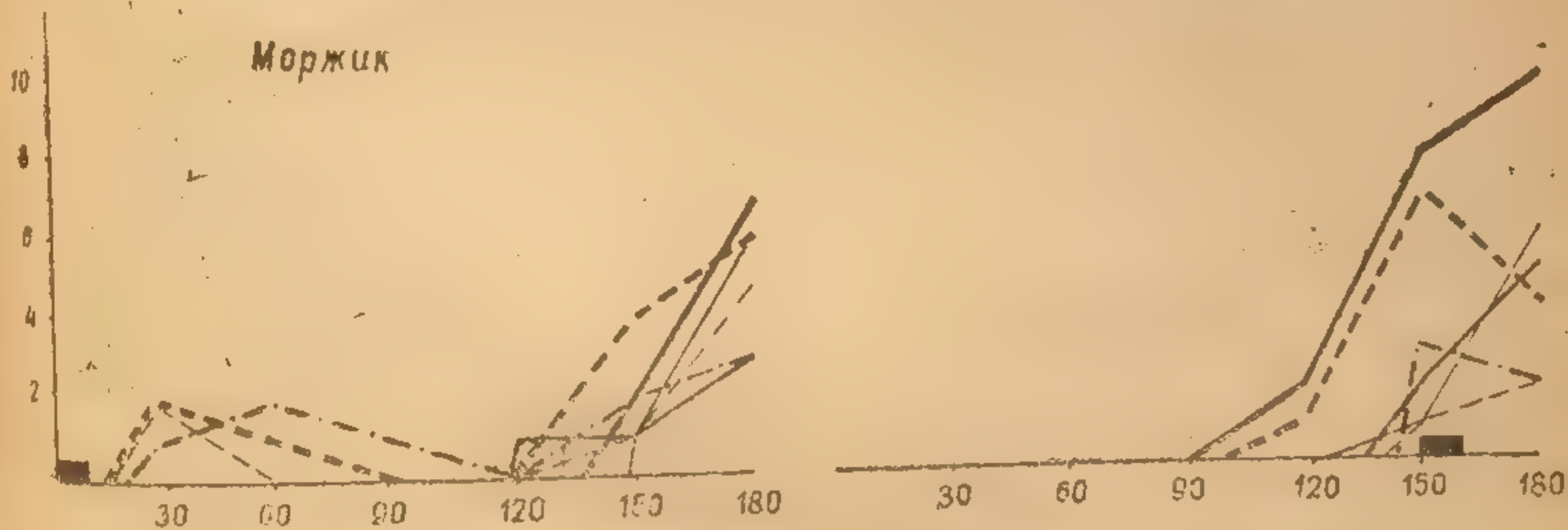


Рис. 13. Характер изменения запаздывающих рефлексов у Моржика при 10-секундном действии растормаживающего агента (звук силой 60 дб) в начале 1 и 6 полуминуты отставления.

Сплошная черная линия — ход условн. сокр. на звонок, пунктирная — на звонок при комбинации с посторонним раздражителем. Тонкоспл. — ход усл. секр. на свет; пунктирная — на свет при комб. с постор. раздражителем.

ноотделение не снижалось, а усиливалось к моменту подкрепления. Такой характер течения слюноотделения при растормаживании является следствием, с одной стороны, угашения внешнего возбуждения с течением времени, а с другой — различной силы торможения в разные моменты периода запаздывания. Следовательно, эффект растормаживания запаздывательного торможения зависит не только от силы распространяющегося по коре больших полушарий возбуждения, вызванного

го действием постороннего раздражителя, но и от силы и характера динамического взаимоотношения торможения и возбуждения, определяющих течение запаздывающего рефлекса.

ВЫВОДЫ

1. Посторонний раздражитель, оказывающий влияние на животное во время запаздывающего рефлекса, вызывает нарушение выработанного динамического взаимоотношения торможения и возбуждения, определяющих запаздывающий рефлекс. Характер и степень этого нарушения зависит от силы и длительности действия постороннего раздражителя, от особенностей ориентировочной реакции, возникающей на применение постороннего раздражителя, от прочности и силы запаздывающего рефлекса.

2. Интенсивность и характер изменения запаздывающего рефлекса под влиянием постороннего раздражителя зависит от пространственного положения корковых пунктов, к которым адресуются посторонний и условный раздражители. Посторонний раздражитель, одновременно адресуемый к одноименному с условным раздражителем анализатору, вызывает более значительные изменения течения запаздывающего рефлекса, чем при действии с условным раздражителем разноименного анализатора.

3. Характер изменения запаздывающего рефлекса под влиянием постороннего раздражителя одной и той же физической силы зависит от индивидуальных особенностей подопытных собак. У собак сильных, с преобладанием процесса возбуждения, чаще возникает более резкое растормаживание запаздывания с последующим усилением или угнетением фазы возбуждения (Букет). У сильных, подвижных животных с повышенной пищевой возбудимостью как сильные, так и слабые посторонние раздражители вызывают резкое растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения рефлекса (Бобр). У собак сильных, уравновешенных и подвижных, но с очень развитым внешним (безусловным) торможением внешние раздражители сильной и более слабой интенсивности вызывают усиление запаздывания и полное или частичное торможение фазы возбуждения рефлекса (Моржик).

4. Характер изменения запаздывающего рефлекса зависит от момента присоединения постороннего раздражителя к действию условного и от длительности их совместного действия. Применение растормаживающего агента в течение всего времени запаздывающего рефлекса или в течение лишь его тормозной фазы вызывает, наряду с растормаживанием запаздывания, усиление фазы возбуждения. Применение же постороннего раздражителя в течение фазы возбуждения, ■ зависимости

от физической силы комбинированных раздражителей, вызывает ее усиление или торможение. Сильный посторонний раздражитель, усиливающий тормозную фазу, примененный с условным в течение фазы возбуждения, частично или полностью тормозит ее. Слабый посторонний раздражитель, вызывающий незначительное растормаживание тормозной фазы, примененный в сочетании с условным в течение фазы возбуждения, не изменяет или незначительно ее усиливает.

5. При одновременном применении постороннего растормаживающего и условного раздражителей часто эффект растормаживания возникает не сразу, а спустя некоторое время от начала их совместного действия. Наиболее сильный эффект растормаживания возникает в период, обычно предшествующий появлению фазы возбуждения рефлекса. В тех случаях, когда растормаживание возникает с первого момента действия постороннего раздражителя, интенсивность секреции в одних случаях нарастает, в других снижается в течение короткого времени, а затем снова нарастает к моменту присоединения безусловного раздражения. Снижение эффекта растормаживания, которое наблюдается, главным образом, на второй полуминуте запаздывающего рефлекса, особенно четко выступает при кратковременном применении растормаживающего раздражителя в начале первой полуминуты действия условного раздражителя. При кратковременном применении растормаживающего агента в начале второй или третьей полуминуты действия условного раздражителя начавшаяся секреция усиливается к моменту подкрепления. Следовательно, интенсивность секреции при растормаживании зависит, с одной стороны, от угашения с течением времени возбуждения, возникшего от постороннего раздражителя, а с другой, от различной силы торможения в различные моменты периода запаздывания.

6. Растормаживание запаздывательного торможения и усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса обусловлено иррадиацией и суммацией возбуждения. Возбуждение, возникшее при действии постороннего растормаживающего раздражителя, иррадирует по коре больших полушарий, суммируется с существующим латентным возбуждением первой, тормозной фазы рефлекса и растормаживает ее, а суммируясь с явным возбуждением второй фазы рефлекса вызывает ее усиление.

7. При действии постороннего раздражителя, вызывающего сильную и длительную ориентировочную реакцию животного, возникшее сильное возбуждение механизмом отрицательной индукции тормозит фазу возбуждения запаздывающего рефлекса.

Растормаживание запаздывания возникает не только под влиянием внешних посторонних раздражителей, оно может возникать и под влиянием других видов условного коркового торможения. Собственные экспериментальные данные по этому вопросу приводим в следующей главе нашей работы.

СУММАЦИИ И РАСТ
БЫННОГО ТОРМОЖЕНИ
ДРУГИМИ ВИДАМИ В

Как уже было указано в
...ного влияния запазды
... торможения одни а
... И. Лепорский, 1911; Э.
... И. Соловейчик, 1940а и
... жения, его суммацию
... С. И. Потехин,
... Т. Горн, 1912; А. Г. Ив
... 1945; А. О. Долин, 19
... живание. При этом одни
... тормаживания, другие ж
... вочной реакции на экстре
... двух тормозных раздра
... бирая случаи расторма
... тормозных раздражит
... шипить суммация тормо
... результатом возникновения
... свое применение суммар
... оно возникает в силу не
... ствующих видов внут
... 1949, т. II, стр. 76).
... таким образом, вопрос
... видов внутреннего
... решили удовлетворит
... вопрос снова
... (В. В. Николаев,
... Бархударян, 1955; С

не только то-
оно может в-
коркового тор-
инные по это-
аботы.

ГЛАВА X

О СУММАЦИИ И РАСТОРМАЖИВАНИИ ЗАПАЗДЫВА- ТЕЛЬНОГО ТОРМОЖЕНИЯ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ДРУГИМИ ВИДАМИ ВНУТРЕННЕГО ТОРМОЖЕНИЯ

Как уже было указано в литературном обзоре, при изучении взаимного влияния запаздывательного и других видов внутреннего торможения одни авторы (И. В. Завадский, 1908а; Н. И. Лепорский, 1911; Э. Л. Горн, 1912; М. К. Петрова, 1924; Д. И. Соловейчик, 1940а и др.) наблюдали усиление процесса торможения, его суммацию, другие (П. М. Никифоровский, 1908; С. И. Потехин, 1911) — растормаживание, третьи (Э. Л. Горн, 1912; А. Г. Иванов-Смоленский, 1932а; А. М. Павлова, 1945; А. О. Долин, 1949) — как суммацию, так и растормаживание. При этом одни авторы лишь констатировали факт растормаживания, другие же считали его результатом ориентировочной реакции на экстренное применение суммарного действия двух тормозных раздражителей. И. П. Павлов в свое время, разбирая случаи растормаживания при суммарном действии двух тормозных раздражителей, считал, что при этом должна наступить суммация торможений, растормаживание же является результатом возникновения ориентировочной реакции на экстренное применение суммарного тормозного раздражителя или же оно возникает в силу непрочной выработки одного из взаимодействующих видов внутреннего торможения (Павловские среды, 1949, т. II, стр. 76).

Таким образом, вопрос о растормаживании при взаимодействии видов внутреннего торможения остался окончательно не решенным. Случаи растормаживания, наблюдавшиеся при этом, не получили удовлетворительного объяснения. В последние годы этот вопрос снова стал предметом экспериментальных исследований (В. В. Николаева, 1953; П. Д. Харченко, 1954, 1956; С. С. Бархударян, 1955; Сюй-Кэ, 1955; Р. А. Черкашина, 1955, 1956).

Мы впервые встретились с фактом растормаживания при изучении суммации запаздывательного торможения. В этой главе приводим наши экспериментальные данные о взаимодействии запаздывательного торможения, возникающего одновременно в различных анализаторах, данные о динамике угасания запаздывающих рефлексов и о влиянии дифференцировочного торможения на запаздывание.

М е т о д и к а

Опыты проведены на четырех собаках (Бобр, Моржик, Букет, Барс). У Бобра, Моржика и Букета до этого были выработаны и долгое время практиковались пищевые запаздывающие условные рефлексy с отставлением подкрепления на 3 минуты на систему раздражителей, адресованных к различным анализаторам.

Запаздывающие условные рефлексy в этот период работы были типичными, т. е. имели выраженную фазу торможения. Положительная условнорефлекторная реакция, как правило, появлялась спустя полторы — две минуты от начала действия условного раздражителя и ее величина нарастала к моменту подкрепления.

С целью изучения явления суммации торможения при запаздывании мы применили прием испытания различных комбинаций суммарного действия условных раздражителей двух запаздывающих рефлексов. Суммарное действие условных раздражителей применяли в следующих комбинациях:

1) световой или кожно-механический условный раздражитель применяли в течение 1, 2, 3, 4, 5 или 6-й полуминуты с звуковым раздражителем и, наоборот, звуковой раздражитель применяли в течение того же времени со световым или кожно-механическим раздражителем;

2) действие светового условного раздражителя перекрывали в течение 1, 2, 3, 4, 5 или 6-й полуминуты действием кожно-механического раздражителя и, наоборот, действие кожно-механического перекрывали в течение того же времени действием светового условного раздражителя;

3) одновременное применение двух условных раздражителей суммировали на протяжении первых или последующих полутора минут изолированного действия перекрываемого условного раздражителя.

Раздражители применялись в такой последовательности: Зв.—Св.—К₁₂—Зв.—Св.—К₁₂, т. е. каждый раздражитель применялся дважды. Суммарное действие условных раздражителей испытывали, как правило, во второй половине опыта, первое же применение условных раздражителей было контролем.

На Бобре и Букете были испытаны все возможные варианты суммарного действия условных раздражителей.

После ис-
запаздываю-
угасания за-
шение рефле-
раздражител-
едой до полу-
тель угасше-
безусловным
очередных у-
Каждый
угашению. О-
мени от 3-х
креплением
После оп-

отставленные
120 ударов
стук метроно
Раздражител
К₁₂—М-120—
30 сек. рефл
ствию запаз
этой целью
дифференцир
запаздываю
минуты, т. е
фоне тормоз
рефлекса.

Проведен
дывательного
го одновремен
чения тормоз
меняли разд
дифференцир
фаз двух за
ствием дифф
Таким об
вательного
ренцировочн
возможность

1. О сумм
тормоз

Применя
гим в течени
первых или

После испытаний по взаимодействию тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов мы приступили к изучению процесса угасания запаздывающих рефлексов. Острое прерывистое угашение рефлексов производили путем применения условного раздражителя через интервалы в 2 минуты без подкрепления едой до получения 1—2-х нулей, а затем условный раздражитель угасшего рефлекса применяли еще раз и подкрепляли безусловным раздражителем, после чего следовало применение очередных условных раздражителей.

Каждый запаздывающий рефлекс подвергался троекратному угашению. Опыты с угашением проводились с промежутком времени от 3-х до 14 дней, чередуясь с обычными опытами с подкреплением действия условных раздражителей.

После опытов с угашением у собак еще были выработаны отставленные на 30 сек. условные рефлексy: на стук метронома 120 ударов (М-120) ■ одну минуту — положительный — и на стук метронома 60 ударов (М-60) в одну минуту — тормозной. Раздражители применялись в такой последовательности: Зв.-Св.- K_{12} —М-120—М-60—М-120. После упрочения отставленных на 30 сек. рефлексов, мы приступили к испытаниям по взаимодействию запаздывания и дифференцировочного торможения. С этой целью ■ один из опытных дней мы присоединили действие дифференцировочного раздражителя к действию раздражителя запаздывающего рефлекса на время 1, 2, 3, 4, 5 или 6-й полуминуты, т. е. вызывали дифференцировочное торможение на фоне тормозной фазы или фазы возбуждения запаздывающего рефлекса.

Проведено несколько испытаний по взаимодействию запаздывательного и дифференцировочного торможения, возникающего одновременно в двух корковых пунктах. При этом на фоне течения тормозной фазы одного запаздывающего рефлекса мы применяли раздражитель другого запаздывающего рефлекса и дифференцировку, т. е. период совместного действия тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов перекрывался еще действием дифференцировочного раздражителя.

Таким образом, при одновременном возникновении запаздывательного торможения в различных пунктах коры ■ дифференцировочного торможения ■ звуковом анализаторе мы имели возможность наблюдать результат их взаимодействия.

Результаты опытов

1. О суммации и растормаживании при взаимодействии тормозных фаз запаздывающих условных рефлексов

Применяя один условный раздражитель в комбинации с другим в течение 1, 2, 3, 4, 5 или 6-й полуминуты или же на время первых или вторых полутора минут, мы имели возможность

наблюдать результаты взаимодействия либо тормозных фаз, либо же фазы торможения одного и фазы возбуждения другого запаздывающего рефлекса, т. е. мы имели возможность наблюдать взаимодействие запаздывательного торможения, возникавшего одновременно в различных пунктах коры головного мозга, а также изменения в течении процесса возбуждения в одном пункте при внезапном возникновении процесса торможения в другом корковом пункте.

Ниже приводим выдержки из протоколов опытов (см. табл. 15).

Таблица 15

Результат применения звукового раздражителя запаздывающего рефлекса
■ разные моменты течения запаздывающего рефлекса у Бобра на световой
■ кожно-механический раздражители

Дата опыта, № опыта 1953 г.	Условный раздражитель	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	% условного эффекта на суммарный раздражи- тель
1	2	3	4	5	6
10.X	Св.	1.20	0 0 2 6 7 8	23	
317/64	Св. + Зв. (1)	1.05	0 0 4 6 2 2	14*	61 (59)
14.VI	Св.	2.20	0 0 0 0 1 10	11	
317/12	Св. + Зв. (2)	2.17	0 0 0 0 2 8	10*	91 (9)
20.VI	Св.	1.15	0 0 0 0 4 10	14	
317/17	Св. + Зв. (3)	2.35	0 0 0 0 0 8	8	57 (43)
23.VI	Св.	2.10	0 0 0 0 4 11	15	
317/13	Св. + Зв. (4)	2.18	0 0 0 0 2 9	11	73 (27)
25.VI	Св.	2.15	0 0 0 0 2 10	12	
317/20	Св. + Зв. (5)	2.33	0 0 0 0 0 5	5	41 (59)
26.VI	Св.	2.20	0 0 0 0 3 13	16	
317/21	Св. + Зв. (6)	2.16	0 0 0 0 4 2	6	37 (84,6)
13.X	Св.	1.55	0 0 0 2 4 15	21	
317/66	Св. + Зв. (5,6)	1.45	0 0 0 5 5 0	10**	48 (74)
14.VI	K ₁₂	2.35	0 0 0 0 0 5	5	
317/12	K ₁₂ + Зв. (2)	2.20	0 0 0 0 2 4	6	60 (40)
16.VI	K ₁₂	2.18	0 0 0 0 0 6	6	
317/13	K ₁₂ + Зв. (3)	2.32	0 0 0 0 1 12	13	100
18.VI	K ₁₂	2.29	0 0 0 0 0 4	4	
317/15	K ₁₂ + Зв. (5)	2.35	0 0 0 0 1 10	11	31 (69)
19.VI	K ₁₂	2.29	0 0 0 0 3 6	9	
317/16	K ₁₂ + Зв. (6)	2.19	0 0 0 0 2 10	12	82 (40)
16.X	K ₁₂	2.20	0 0 0 3 1 4	8**	
317/69	K ₁₂ + Зв. (5,6)	1.47			67/48

Примечание: 1) цифры 1, 2, 3, 4, 5, 6 в скобках — обозначение полуминут суммарного действия раздражителей; 2)* — наличие ориентировочной реакции; 3)** — еду берут с опозданием; 4) процент условного эффекта на применение суммарного действия раздражителей вычислен по отношению его величины при 3-минутном изолированном действии основного условного раздражителя; 5) цифры в скобках — процент торможения условного эффекта на раздражитель запаздывающего рефлекса от момента присоединения к нему условного раздражителя другого запаздывающего рефлекса. То же и на табл. 16, 17, 18.

Результаты испытаний применения в течение 1, 2, 3, 4, 5, 6 или 5 и 6-й полуминут светового либо кожно-механического условного раздражителя на фоне действия звукового приведены в таблице 16.

Таблица 16

Результаты применения светового или кожно-механического условного раздражителя в разные моменты течения запаздывающего рефлекса у Бобра на звуковой условный раздражитель

Дата опыта, № опыта 1953 г.	Условный раздражитель	Период запаздывания в мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	% условного эффекта на суммарный раздражитель
1	2	3	4	5	6
14.VI	Зв.	1.32	0 0 0 9 10 11	30	
317/12	Зв. + Св. (1)	1.52	0 0 0 2 4 12	18	60(40)
8.VII	Зв.	2.00	0 0 0 0 10 25	35	
317/28	Зв. + Св. (1)	1.56	0 0 0 0 7 13	21	62(38)
9.VII	Зв.	2.03	0 0 0 0 14 24	38	
317/29	Зв. + Св. (2)	2.10	0 0 0 0 7 12	19	50(50)
11.VII	Зв.	0.17	1 0 3 6 10 15	35	
317/30	Зв. + Св. (4)	2.15	0 0 0 0 3 11	14	40(55)
14.VII	Зв.	1.12	0 0 1 3 19 25	48	
317/32	Зв. + Св. (5)	1.53	0 0 0 1 4 15	20	42(57)
18.VII	Зв.	1.47	0 0 0 3 10 24	37	
317/35	Зв. + Св. (6)	1.48	0 0 0 2 8 18	28	75(28)
20.X	Зв.	1.35	0 0 0 3 13 23	39	
317/72	Зв. + Св. (5,6)	1.42	0 0 0 7 11 19	37	95(17)
16.VI	Зв.	2.02	0 0 0 0 10 19	29	
317/13	Зв. + K ₁₂ (1)	2.15	0 0 0 0 8 23	31*	106
27.VI	Зв.	2.10	0 0 0 0 9 12	21	
317/21	Зв. + K ₁₂ (1)	0.11	1 1 1 0 8 12	23*	109
29.VI	Зв.	1.59	0 0 0 1 8 18	27	
317/23	Зв. + K ₁₂ (2)	1.39	0 0 0 2 7 17	26	96 (4)
30.VI	Зв.	1.40	0 0 0 3 11 20	34	
317/24	Зв. + K ₁₂ (3)	1.49	0 0 0 2 7 13	22	65(35)
1.VII	Зв.	2.03	0 0 0 0 11 21	32	
317/25	Зв. + K ₁₂ (4)	1.52	0 0 0 1 4 13	18	56(44)
2.VII	Зв.	2.15	0 0 0 0 8 22	30	
317/26	Зв. + K ₁₂ (5)	2.23	0 0 0 0 5 18	23	77(33)
7.VII	Зв.	2.05	0 0 0 0 7 20	27	
317/27	Зв. + K ₁₂ (6)	2.07	0 0 0 0 8 15	23	85(25)
22.X	Зв.	2.10	0 0 0 0 14 21	25	
317/73	Зв. + K ₁₂ (5,6)	2.13	0 0 0 0 13 17	30	86(24)

Мы также испытали взаимодействие светового и кожно-механического раздражителей. На таблице 17 приведены данные применения светового раздражителя на фоне действия кожно-механического.

Таблица 17

Результаты применения светового раздражителя запаздывающего рефлекса
 ■ разные моменты течения запаздывающего рефлекса у Бобра
 на кожно-механический условный раздражитель

Дата опыта, № опыта 1953 г.	Условный раздражитель	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	% условного эффекта на суммарный раздражи- тель
1	2	3	4	5	6
10.VII	K_{12}	2.16	0 0 0 0 1 14	15	
317/30	$K_{12} + \text{Св. (1)}$	2.13	0 0 0 0 7 8	15	100
9.VII	K_{12}	2.32	0 0 0 0 0 11	11	
317/29	$K_{12} + \text{Св. (2)}$	1.59	0 0 0 1 2 6	9	82(28)
8.VII	K_{12}	2.29	0 0 0 0 1 8	9	
317/28	$K_{12} + \text{Св. (3)}$	0.47	0 1 0 0 0 8	9	100
7.VII	K_{12}	2.03	0 0 0 0 13 10	23	
317/27	$K_{12} + \text{Св. (4)}$	1.37	0 0 0 1 5 7	13	52(48)
10.X	K_{12}	1.25	0 0 1 7 8 10	26	
317/64	$K_{12} + \text{Св. (5)}$	1.27	0 0 2 6 6 2	16	61(56)
30.VI	K_{12}	2.19	0 0 0 0 2 9	11	
317/24	$K_{12} + \text{Св. (6)}$	1.45	0 0 0 2 6 5	13	118(45)

Примерно такие же данные были получены и при испытании применений кожно-механического условного раздражителя на фоне действия светового раздражителя.

Как показывают приведенные данные опытов на Бобре, применение комбинации слабых условных раздражителей (светового или кожно-механического) в течение лишь первой, второй или третьей полуминуты со звуковым условным раздражителем, т. е. при взаимодействии тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов, фаза возбуждения рефлекса на перекрываемый раздражитель была заторможена на 9—59%. При суммарном действии этих раздражителей, в течение 4, 5, 6 или 5-й и 6-й полуминуты, т. е. при столкновении фазы торможения одного рефлекса с фазой возбуждения другого, фаза возбуждения перекрываемого рефлекса на слабый раздражитель была заторможена на 27—84,6%.

Применение кожно-механического или светового раздражителей в течение 1, 2 или 3-й полуминуты, т. е. на фоне развития запаздывания рефлекса на звуковой раздражитель, торможение фазы возбуждения составляло 4—50%. Применение же слабого условного раздражителя в течение 4, 5, 6 или 5-й и 6-й полуминуты, т. е. на фоне развития фазы возбуждения рефлекса на звуковой раздражитель, торможение условного рефлекса составляло 17—57%, т. е. было значительно меньше, чем при обратной комбинации раздражителей.

Применение взаимных комбинаций суммарного действия двух слабых раздражителей вызывало примерно одинаковой

степени торможение фазы возбуждения запаздывающего реф-
лекса на перекрываемый основной раздражитель.

Зависимость конечной величины условного эффекта при
взаимодействии фаз запаздывающих рефлексов от физиологи-
ческой силы условных раздражителей очень четко выступила ■
опытах с испытаниями комбинаций суммарного применения зву-
кового и светового раздражителей (табл. 15, 17). Так, при при-
менении звукового раздражителя в течение 4-й, 5-й, 6-й или 5-й
и 6-й полуминуты на фоне действия светового торможение фазы
возбуждения запаздывающего рефлекса на световой раздра-
житель составляло: при суммарном действии на 4-й полумину-
те — 27%, на 5-й — 59%, на 6-й — 84,6%, на 5-й и 6-й — 74%.
Наоборот, при применении светового раздражителя на фоне
действия звукового торможение составляло: при суммарном
действии на 4-й полуминуте — 55%, на 5-й — 57%, на 6-й — 28%,
на 5-й и 6-й — 17%. Следовательно, ■ первом случае запазды-
вательное торможение, развивающееся при 30—60-секундном
действии звукового раздражителя, было достаточным для почти
полного подавления фазы возбуждения запаздывающего ре-
флекса на световой раздражитель, во втором случае запазды-
вательное торможение, развивающееся при 30—60-секундном
действии светового раздражителя, было недостаточным для по-
давления более интенсивной фазы возбуждения запаздывающе-
го рефлекса на звуковой условный раздражитель. Кроме того,
эти данные показывают, что запаздывательное торможение, воз-
никшее в одном анализаторе, иррадирует ■ другой, суммирует-
ся там с наличным запаздывательным торможением и угнетает
■ большей или меньшей степени наличный процесс возбужде-
ния. Явление же растормаживания при этом наблюдалось в
единичных случаях. Так, из 28 испытаний на суммацию запаз-
дывания лишь в 3-х наблюдалось растормаживание и то вслед-
ствие ориентировочной реакции которая возникла у Бобра на
экстренное применение необычной комбинации раздражителей.

Таким образом, как это видно из приведенных данных, полу-
ченных в опытах на Бобре, применение в течение 30—60 секунд
одного условного раздражителя запаздывающего рефлекса на
фоне действия другого почти во всех случаях вызывало тормо-
жение фазы возбуждения рефлекса. При этом степень этого тор-
можения была обусловлена не только пространственным отно-
шением корковых пунктов, к которым адресовались применен-
ные в комбинации раздражители, а и силой как процесса тор-
можения, так и процесса возбуждения, развивающихся при дей-
ствии комбинированных условных раздражителей.

При испытаниях различных комбинаций суммарного дейст-
вия двух условных раздражителей запаздывающих рефлексов
на наших подопытных животных были получены неодинаковые
данные. Экстренное применение комбинации суммарного дей-

ствия двух раздражителей у Бобра не вызывало ориентировочной реакции и при этом почти во всех случаях наблюдалось в большей или меньшей степени торможение фазы возбуждения рефлекса. У Букета экстренное применение суммарной комбинации раздражителей двух запаздывающих рефлексов, как правило, вызывало ориентировочную реакцию. При этом всегда имело место растормаживание запаздывания и изменение величины и характера течения условнорефлекторной реакции в фазу возбуждения рефлекса. Ниже приводим выдержки из протоколов опытов, в которых производили соответствующие испытания суммарных комбинаций раздражителей двух запаздывающих рефлексов (табл. 18).

Таблица 18

Букет. Применение звукового раздражителя на фоне действия светового.

Дата опыта № опыта 1953 г.	Условный раздражитель	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.						Всего	% условного эффекта на суммарный раздражи- тель
1	2	3	4						5	6
2.VII	Св.	2.31	0	0	0	0	0	0		
401/21	Св. + Зв. (1)	0.10	1	2	4	3	1	3	14*	233
3.VII	Св.	1.32	0	0	0	2	3	2	7	
401/22	Св. + Зв. (2)	0.35	0	2	1	2	2	3	10*	143
6.VII	Св.	0.35	0	1	2	4	4	3	14	Одышка.
401/24	Св. + Зв. (4)	1.31	0	0	0	4	2	1	7	50(36)
11.VII	Св.	2.05	0	0	0	0	2	5	7	
401/23	Св. + Зв. (6)	2.33	0	0	0	0	0	5	5*	71

Применение звукового раздражителя на фоне действия кожно-механического

16.X	K ₁₂	1.45	0	0	0	2	3	4	9	
401/81	K ₁₂ + Зв. (1)	0.40	0	2	2	4	4	5	17*	116
19.X	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	3	7	10	
401/83	K ₁₂ + Зв. (2)	0.33	0	4	0	3	5	5	17*	170
30.VI	K ₁₂	1.05	0	0	2	1	2	3	8	
401/19	K ₁₂ + Зв. (4)	1.33	0	0	0	2	1	2	5*	63(17)
27.VI	K ₁₂	1.50	0	0	0	1	2	5	8	
401/17	K ₁₂ + Зв. (5)	0.34	0	1	0	0	2	0	3*	38(71)

Применение светового раздражителя на фоне действия звукового

9.X	Зв.	0.55	0	2	0	0	2	5	9	
401/75	Зв. + Св. (1)	0.12	1	3	3	2	10	6	25*	277
10.X	Зв.	1.40	0	0	0	2	6	10	18	
401/76	Зв. + Св. (2)	0.38	0	2	0	3	3	5	13*	72
12.X	Зв.	2.40	0	0	0	0	0	8	8	Сонлив.
401/77	Зв. + Св. (3)	1.03	0	0	12	7	5	9	33*	412
13.X	Зв.	1.58	0	0	0	2	3	5	10	
401/78	Зв. + Св. (4)	1.10	0	0	2	7	5	7	21*	210
14.X	Зв.	1.25	0	0	2	4	5	4	15	
401/79	Зв. + Св. (5)	0.53	0	2	0	2	5	5	14*	93
15.X	Зв.	0.45	0	2	0	2	5	6	15	
401/80	Зв. + Св. (6)	1.35	0	0	0	2	3	14	19*	126

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Применение кожно-механического раздражителя
на фоне действия звукового

14.VII	Зв.	2.12	0	0	0	0	3	7	10	
401/29	Зв. + K ₁₂ (1)	0.05	3	0	0	0	2	2	7	70
15.VII	Зв.	0.03	5	3	3	5	7	5	28	Одышка.
401/30	Зв. + K ₁₂ (2)	0.05	2	5	3	5	3	6	24*	
6.XI	Зв.	1.40	0	0	3	5	8	5	21*	
401/99	Зв. + K ₁₂ (2)	0.35	0	2	0	2	8	12	24	114
9.XI	Зв.	0.40	0	2	12	6	3	5	28	
401/100	Зв. + K ₁₂ (2)	0.38	0	6	0	4	5	7	20*	71
21.X	Зв.	2.45	0	0	0	0	0	5	5	Сонлив.
401/85	Зв. + K ₁₂ (3)	1.05	0	0	2	2	4	8	16*	320
17.VIII	Зв.	2.15	0	0	0	0	2	2	4	Сонлив.
401/31	Зв. + K ₁₂ (3)	0.40	0	2	2	1	3	4	10*	
19.VIII	Зв.	1.15	0	0	2	2	1	3	8	
401/33	Зв. + K ₁₂ (4)	1.35	0	0	0	5	4	4	13*	162
23.X	Зв.	0.45	0	2	0	0	2	4	8	Сонлив.
401/87	Зв. + K ₁₂ (4)	1.19	0	0	2	4	7	4	17	212
20.VIII	Зв.	0.50	0	2	2	3	2	4	13	
401/34	Зв. + K ₁₂ (5)	1.40	0	0	0	2	4	5	11	92
21.VIII	Зв.	0.40	0	2	2	2	3	6	15	
401/35	Зв. + K ₁₂ (5)	0.55	0	2	2	2	6	6	18	120
25.IX	Зв.	1.50	0	0	0	3	6	10	19	
401/63	Зв. + K ₁₂ (6)	0.45	0	2	2	4	6	9	23	121 (10)

Применение светового раздражителя
на фоне кожно-механического

28.IX	K ₁₂	2.31	0	0	0	0	0	8	8	
401/65	K ₁₂ + Св. (3)	1.07	0	0	0	2	5	4	11	137
29.IX	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	1	4	5	
401/66	K ₁₂ + Св. (4)	1.39	0	0	0	3	1	2	6	112
29.IX	K ₁₂	2.40	0	0	0	0	0	5	5	Сонлив.
401/67	K ₁₂ + Св. (5)	0.35	0	2	0	2	0	7	11	220
1.X	K ₁₂	1.20	0	0	2	2	3	5	12	
401/68	K ₁₂ + Св. (6)	1.48	0	0	0	3	7	8	18*	150

Применение кожно-механического раздражителя
на фоне светового

2.X	Св.	2.10	0	0	0	0	2	5	7	
401/69	Св. + K ₁₂ (1)	0.15	4	0	0	0	2	4	10*	142
3.X	Св.	0.15	3	2	0	2	3	6	16	Одышка.
401/70	Св. + K ₁₂ (2)	0.7	2	0	0	1	2	4	9	56
5.X	Св.	0.50	0	1	2	2	2	11	18	
401/71	Св. + K ₁₂ (3)	2.10	0	0	0	0	2	6	8	44
6.X	Св.	1.35	0	0	0	2	8	16	26	
401/72	Св. + K ₁₂ (4)	1.08	0	0	3	8	7	10	28*	108
7.X	Св.	1.15	0	0	3	6	8	13	30	
401/73	Св. + K ₁₂ (5)	0.37	0	2	2	8	5	9	26*	86 (44)
8.X	Св.	2.15	0	0	0	0	4	6	10	
401/74	Св. + K ₁₂ (6)	1.32	0	0	0	3	4	9	16*	160

Из приведенных протоколов опытов видно, что при испытании взаимодействия тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов почти во всех случаях имело место взаимное растормаживание.

живание запаздывания и значительное увеличение условного эффекта. Следует отметить, что растормаживание сопровождалось ориентировочной реакцией Букета на экстренное включение раздражителя другого запаздывающего рефлекса. Особенно сильная ориентировочная реакция наступала при включении раздражителя на фоне сонливости Букета (см. опыты 401/77, 401/85, 401/31, 401/87, 401/67). Следовательно, наблюдаемое явление растормаживания запаздывания в данном случае происходило по типу растормаживания под влиянием агентов из группы гаснущих тормозов. В связи с этим мы начали испытывать одну и ту же тормозную комбинацию ежедневно с тем, чтобы угасить у Букета ориентировочную реакцию на комбинированный раздражитель. При этом мы полагали, что эффект растормаживания исчезнет. Ниже приводим протоколы этих опытов.

Опыт 401/90 27.X 1953 г. Букет.

Время применения раздражителя ■ час., мин.	Условный раздражитель		Период запаздывания ■ мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях за каждые 30 сек.	Всего
	Количество применений	Название			
1	2	3	4	5	6
12.00	1030	Зв.	1.20		
12.08	1025	Св.	2.10	0 0 2 6 6 10	24
12.16	1018	K ₁₂ +Зв. (2)	0.35	0 0 0 0 6 4	10
12.24	1031	Зв.	0.05	0 2 2 0 8 10	22*
12.32	1026	Св.	2.03	3 0 0 4 6 17	30
12.40	1019	K ₁₂	1.40	0 0 0 0 8 8	16
				0 0 0 5 6 8	19

Опыт 401/91 28.X 1953 г.

12.15	1032	Зв.	2.03		
12.23	1027	Св.	1.38	0 0 0 0 3 6	9
12.31	1020	K ₁₂ +Зв. (2)	0.37	0 0 0 3 2 2	7
12.39	1033	Зв.	0.18	0 4 2 2 0 0	8*
12.47	1028	Св.	2.35	4 0 2 2 4 4	16
12.55	1021	K ₁₂	2.21	0 0 0 0 0 4	4
				0 0 0 0 2 3	5

Опыт 401/92 29.X 1953 г.

12.40	1034	Зв.	1.52		
12.48	1029	Св.	1.15	0 0 0 3 3 10	16
12.56	1022	K ₁₂ +Зв. (2)	0.37	0 0 2 0 3 3	8
13.04	1035	Зв.	0.07	0 12 10 4 4 6	36
13.12	1030	Св.	1.55	3 2 0 2 4 10	21
13.20	1023	K ₁₂	1.48	0 0 0 2 3 7	12
				0 0 2 2 3 3	10

Примечание:
наступает раньше, чем

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Опыт 401/93 30.X 1953 г.

12.25	1036	Зв.	1.10	0	0	2	3	4	6	15
12.33	1031	Св.	2.03	0	0	0	0	7	6	13
12.41	1024	K ₁₂ +Зв. (2)	0.36	0	6	0	0	0	4	10
12.49	1037	Зв.	0.05	4	6	2	8	13	12	45
12.57	1032	Св.	2.20	0	0	0	0	2	5	7
13.05	1025	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	3	5	8

Опыт 401/94 31.X 1953 г.

1	2	3	4	5						6
13.10	1038	ЗВ.	1.10	0	0	2	2	3	6	13
13.18	1033	СВ.	2.12	0	0	0	0	3	8	11
13.26	1026	K ₁₂ +ЗВ. (2)	0.47	0	3	8	3	8	14	36*
13.34	1039	ЗВ.	0.15	5	3	2	3	5	6	24*
13.42	1034	СВ.	1.35	0	0	0	2	7	6	15
13.50	1027	K ₁₂	2.03	0	0	0	0	4	6	10

Опыт 401/95 2.XI 1953 г.

12.45	1040	Зв.	1.40	0	0	0	2	3	7	12
12.53	1035	Св.	1.47	0	0	0	2	2	4	8
13.00	1028	K ₁₂ +Зв. (2)	0.32	0	3	0	2	0	2	7
13.08	1041	Зв.	0.12	2	0	3	2	2	6	Сонлив. 15
13.16	1036	Св.	1.20	0	0	2	4	2	6	14
13.24	1029	K ₁₂	2.15	0	0	0	0	4	4	8

Опыт 401/99 6.XI 1953 г.

12.10	1048	Зв.+K ₁₂ (2)	0.35	0	2	0	2	8	12	24*
12.18	1043	Св.	2.10	0	0	0	0	8	3	11
12.26	1036	K ₁₂	0.33	0	6	0	8	5	6	25*
12.34	1049	Зв.	1.40	0	0	3	5	8	5	21
12.42	1044	Св.	2.15	0	0	0	0	4	5	9
12.50	1037	K ₁₂	1.15	0	0	4	6	4	8	22

Опыт 401/100 9.XI 1953 г.

12.05	1050	Зв.+K ₁₂ (2)	0.38	0	6	0	4	3	5	18*
12.13	1045	Св.	2.25	0	0	0	0	2	4	6
12.21	1038	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	4	5	9
12.29	1051	Зв.	0.40	0	2	12	6	3	5	28*
12.37	1046	Св.	2.18	0	0	0	0	4	4	8
12.45	1039	K ₁₂	0.45	0	2	4	0	0	4	10

Примечание: * — пищевая реакция на применение раздражителя наступает раньше, чем обычно.

Растормаживание запаздывания наблюдалось и при обратном сочетании действия условных раздражителей, т. е. применении касалки на фоне действия звонка.

Таким образом, ежедневное применение одной и той же комбинации совместного действия раздражителей двух запаздывающих рефлексов на время их тормозных фаз не привело к исчезновению или уменьшению эффекта растормаживания. Более того, условные раздражители приобрели свойство временно вызывать более сильную условнорефлекторную реакцию. Так, каждый раз после испытания комбинации $K_{12} + Зв.$ (2) тормозная фаза запаздывающего рефлекса на применение звонка резко растормаживалась, величина условного рефлекса возрастала. То же самое наблюдалось и при применении касалки после применения комбинации $Зв. + K_{12}$ (2) (см. опыты 401/90, 401/91, 401/92, 401/93, 401/94, 401/95, 401/99, 401/100). Каждый раз на применение тормозной комбинации ($Зв. + K_{12}$ (2) и $K_{12} + Зв.$ (2) или же раздражителя, входившего в ее состав, Букет поворачи-

Таблица 19
Динамика запаздывающих рефлексов у Моржика
при испытании взаимных комбинаций условных раздражителей

Дата опыта, № опыта 1953 г.	Условный раздражитель	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	% условного эффекта на суммарный раздражи- тель
1	2	3	4	5	6
23.IV 480	Зв.	2.23	0 0 0 0 2 8	10	
	Зв. + Св. (1, 2, 3)	0.05	2 1 0 3 2 5	13*	130
26.IV 482	Зв.	2.10	0 0 0 0 2 8	10	
	Зв. + Св. (4, 5, 6)	2.55	0 0 0 0 0 1	1	10(90)
13.V 489	Зв.	2.02	0 0 0 0 3 4	7	
	Св. + Зв. (5, 6)	—	0 0 0 0 0 0	—	100
14.V 490	Св.	2.19	0 0 0 0 1 4	5	
	Зв.	2.23	0 0 0 0 2 7	9	
	Св.	2.29	0 0 0 0 1 5	6	
	K_{12}	2.43	0 0 0 0 1 3	4	
	Зв. + Св. (5, 6)	0.43	0 0 0 0 1 3	5	56(44)
	Св.	2.29	0 0 0 0 1 4	5	
1953 г.	$K_{12} + Зв.$ (1, 2, 3)	—	0 0 0 0 0 0	—	100
15.VI 498/39	Св.	2.27	0 0 0 0 1 6	7	
17.VII 498/41	Св. + Зв. (1)	2.45	0 0 0 0 0 2	2	28(62)
16.VI 498/40	Св.	2.24	0 0 0 0 1 6	7	
23.VI 498/44	Св. + Зв. (3)	2.30	0 0 0 0 0 6	6	86(14)
	K_{12}	1.47	0 0 0 4 2 5	11	
	$K_{12} + Зв.$ (1)	0.10	3 0 0 0 0 3	6*	
	K_{12}	2.31	0 0 0 0 0 2	2	
	$K_{12} + Зв.$ (2)	0.33	0 4 0 0 2 1	7*	

* — ориентировочная реакция.

2. Динамика уга

На фоне нормально рефлексов у Бобра и Бу или другой запазд

Опыт 3				
Условный раздраж.	Количество применений		Период запазд. в мин., сек.	в
	1	2		
3	4	5	6	7
1.17	898	Зв.	0.34	0
1.52	899	Зв.	2.05	0
1.57	900	Зв.	0.50	0
2.02	901	Зв.	—	0
2.07	902	Зв.	—	0
2.12	903	Зв.	—	0
2.19	901	Св.	—	0
2.26	898	Св.	2.27	0
2.33	904	К ₁₂	2.29	0
2.40	902	Св.	2.06	0
2.47	899	К ₁₂	1.14	0

примечание: 1) «—» — не сразу.

чивал голову и глаза то в сторону раздражителя, то в сторону кормушки, облизывался, переступал с ноги на ногу и т. д., появлялась секреция слюны. Следовательно, на частое применение тормозной комбинации ориентировочная реакция исчезла, а растормаживание сохранилось.

При испытании различных комбинаций суммарного действия двух раздражителей запаздывающих рефлексов у Моржика были получены примерно такие же результаты, как и в опытах на Бобре. Однако при одновременном взаимодействии тормозных фаз запаздывающих рефлексов у Моржика мы иногда наблюдали не суммацию торможения, а взаимное растормаживание. Для примера приводим данные нескольких испытаний (табл. 19).

Растормаживание запаздывания у Моржика всегда сопровождалось ориентировочной реакцией. В тех случаях, когда применение комбинации не вызывало ориентировочной реакции, всегда наблюдалась суммация запаздывательного торможения и угнетение в большей или меньшей степени фазы возбуждения.

2. Динамика угасания запаздывающих рефлексов

На фоне нормального течения запаздывающих условных рефлексов у Бобра и Букета в один из опытных дней угасался один или другой запаздывающий рефлекс. Приводим протоколы этих опытов.

Опыт 317/103 9.XII 1953 г. Бобр

Время применения раздражителя в час. мин.	Условный раздраж.		Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях					Всего	Примечание	
	Количество применений	Название		слюны за каждые 30 сек.							
1	2	3	4	5					6	7	
11.47	898	Зв.	0.34	0	1	0	2	10	17	30	Не подкреплено.
11.52	899	Зв.	2.05	0	0	0	0	6	15	21	
11.57	900	Зв.	0.50	0	1	0	0	3	8	12	
12.02	901	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0	—
12.07	902	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0	—
12.12	903	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0*	Спит.
12.19	901	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0*	+
12.26	898	K ₁₂	2.27	0	0	0	0	1	4	5	Спит.
12.33	904	Зв.	2.29	0	0	0	0	1	12	13	Сонлив.
12.40	902	Св.	2.06	0	0	0	0	2	7	9	
12.47	899	K ₁₂	1.14	0	0	1	1	2	3	7	

Общее примечание: 1) «—» — неподкрепление, «+» — подкрепление; 2) * — ест не сразу.

При первом неподкреплении применения звонка у Бобра возникла сильная двигательно-пищевая реакция, сопровождавшаяся обильным слюноотечением. На второе применение звонка у Бобра вначале развилась сонливость и лишь с 5-й полуминуты изолированного действия раздражителя возникла сильная пищевая, а затем и секреторная реакция. На третье применение — Бобр взглянул на звонок, отвернулся от него, опустил голову, начал дремать и лишь к концу времени изолированного действия звонка снова возникла, правда меньшей интенсивности, двигательно-пищевая и секреторная реакции. На четвертом применении звонка без подкрепления запаздывающий рефлекс угас.

Как видно из приведенного протокола опыта, при угасании запаздывающего рефлекса на звонок четко выступило явление суммации угасательного и запаздывательного торможений. Суммация торможений проявилась не только в скорости угаса-

Опыт 317/109 21.XII 1953 г. Бобр

Время применения раздр. в мин., сек.	Условный раздражит.		Период. запазд. в мин., сек.	Величина услов- ного слюноотде- ления в каплях за каждые 30 сек.							Всего	Примечание
	Количество применений	Название										
1	2	3	4	5							6	7
12.45	915	Зв.	1.31	0	0	0	4	8	17	29	— — — — — — дремлет +	
12.50	916	Зв.	1.44	0	0	0	4	16	19	39		
12.55	917	Зв.	1.59	0	0	0	1	0	7	8		
13.00	918	Зв.	2.41	0	0	0	0	0	6	6		
13.05	919	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0		
13.10	920	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0*		
13.17	913	Св.	0.06	1	1	0	1	0	0	3*		
13.24	910	K ₁₂	2.44	0	0	0	0	0	5	5*		
13.31	921	Зв.	1.44	0	0	0	5	8	13	26		
13.38	914	Св.	2.13	0	0	0	0	6	6	12		
13.45	911	K ₁₂	2.06	0	0	0	0	3	6	9		

Опыт 317/114 4.I 1954 г. Бобр

12.16	930	Зв.	2.14	0	0	0	0	9	30	39	— — — — — — — — — — — — +
12.23	923	Св.	0.43	0	1	0	0	4	12	17	
12.30	920	K ₁₂	0.14	1	0	0	0	1	10	12	
12.37	931	Зв.	1.40	0	0	0	1	7	15	23	
12.42	932	Зв.	2.13	0	0	0	0	11	22	33	
12.47	933	Зв.	0.10	2	2	1	1	3	7	16	
12.52	934	Зв.	2.03	0	0	0	0	7	13	20	
12.57	935	Зв.	0.18	1	0	0	0	1	0	2	
13.02	936	Зв.	2.29	0	0	0	0	1	0	1	
13.07	937	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0*	
13.14	924	Св.	2.01	0	0	0	0	1	0	1*	
13.21	921	K ₁₂	1.01	0	0	1	0	3	10	14	

ния рефлекса, но и в силе торможения последующих рефлексов на свет и касалку.

Через 11 дней мы вторично угасили запаздывающий рефлекс на звонок.

Через 13 дней после второго угашения третий раз угасили запаздывающий рефлекс на звонок (см. опыт 317/114 от 4.I 1954).

И при повторных угашениях рефлекса первое неподкрепление звонка вызывало повышенную двигательную пищевую и секреторную реакции, а затем, на последующие применения без подкрепления, — быстрое развитие угасания рефлекса. В опыте 317/103 рефлекс угас на 4-м, в опыте 317/109 — на 5-м, а в опыте 317/114 на 6-м применении звонка без подкрепления. Однако в опытах 317/103 и 317/109 угасание развивалось путем удлинения времени запаздывания (суммация торможений) и резкого уменьшения, до полного исчезновения условного эффекта за время фазы возбуждения, в опыте же 317/114 кривая угасания условно-секреторного эффекта имела волнообразный характер. Так, на 2-е применение звонка, после неподкрепления первого применения, период запаздывания удлинился с 1 мин. 40 сек. до 2 мин. 13 сек., на 3-е применение период запаздывания укоротился до 10 сек., т. е. наступило растормаживание запаздывания. На 4-м и 5-м применении наступило удлинение периода запаздывания и полное угашение эффекта фазы возбуждения рефлекса. При этом изменялась и интенсивность двигательного-пищевого компонента рефлекса, что указывало на резкое изменение возбудимости пищевого коркового центра после первого неподкрепления действия условного раздражителя. Привлекает внимание тот факт, что в последних двух опытах на второе применение звонка, после неподкрепления первого его применения, наблюдалось не только удлинение периода запаздывания, но и резкое усиление возбуждения, которое проявилось в значительном увеличении условного секреторного эффекта. Усиление фазы возбуждения в данном случае является либо результатом положительно-индуктивного влияния более интенсивного (в результате суммации) запаздывательного торможения, либо же результатом следового возбуждения коркового пищевого центра вследствие неподкрепления первого применения раздражителя.

Ниже приводим протоколы опытов на Бобре по угашению запаздывающих рефлексов на световой и кожно-механический условные раздражители.

Из приведенных протоколов опытов видно, что угашение запаздывающих условных рефлексов на световой и кожно-механический раздражители происходило так же быстро, как и на звуковой раздражитель. Уже на 4-м и 5-м применении раздражителя без подкрепления имело место полное угашение рефлексов. Быстрое развитие угасательного торможения и сум-

Опыт 317/88 10.XI 1953 г. Бобр

Время применения раздражителя, мин., сек.	Условный раздражит.		Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях за каждые 30 сек.							Всего	Примечание
	Количество применений	Название										
1	2	3	4	5							6	7
12.54	869	Зв.	0.05	2	0	4	13	20	29	68	— — — Сонлив. — Сонлив. — Сонлив. + Сонлив. Сонлив. Сонлив. до 5 полу- минуты.	
13.02	860	Св.	1.29	0	0	1	8	6	7	22		
13.07	861	Св.	2.10	0	0	0	0	2	1	3		
13.12	862	Св.	2.45	0	0	0	0	0	1	1		
13.17	863	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0		
13.22	864	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0		
13.27	865	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0*		
13.35	869	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0*		
13.42	870	Зв.	2.07	0	0	0	0	4	11	15		
13.50	866	Св.	1.10	0	0	2	3	2	8	15*		
14.00	870	K ₁₂	0.31	0	2	3	4	6	7	22**		

* — ест не сразу.

** — доносится лай собак в соседней комнате (растормаживание).

Опыт 317/98 26.XI 1953 г. Бобр

12.20	888	Зв.	0.31	0	1	0	5	9	17	32	Сонлив — то же — то же + то же Сонлив. Сонлив.
12.27	885	Св.	1.59	0	0	0	1	3	5	9	
12.32	886	Св.	0.10	2	1	1	1	2	4	11	
12.37	887	Св.	0.20	1	0	0	0	1	6	8	
12.42	888	Св.	1.55	0	0	0	1	3	3	7	
12.47	889	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	
12.52	890	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	
12.57	891	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0*	
13.04	888	K ₁₂	1.53	0	0	0	1	0	4	5*	
13.11	889	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0*	
13.18	892	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0*	
13.25	889	K ₁₂	2.14	0	0	0	0	0	0	0*	
				0	0	0	0	1	2	3*	

* — ест через 10—15 сек. после подачи кормушки

Опыт 317/123 19.I 1954 г.

12.25	954	Зв.	1.42	0	0	0	5	10	22	37	Сонлив — то же — то же — то же — то же — то же
12.32	941	Св.	0.37	0	1	0	2	7	16	26	
12.37	942	Св.	0.11	1	0	0	0	1	9	11	
12.42	943	Св.	0.24	1	0	0	0	0	4	5	
12.47	944	Св.	0.23	1	0	0	0	0	1	2	
12.52	945	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	
				0	0	0	0	0	0	0	

12.57	946	Св.	2.09
13.05	942	K ₁₂	0.07
13.12	955	Зв.	2.15
13.19	947	Св.	0.10
13.26	943	K ₁₂	2.10

Опыт проведен

14.32	855	Зв.	1.10
14.40	846	Св.	1.48
14.48	847	K ₁₂	1.53
14.55	848	K ₁₂	0.12
15.00	849	K ₁₂	0.17
15.05	850	K ₁₂	0.14
15.10	851	K ₁₂	—
15.15	852	K ₁₂	—
15.20	856	Зв.	2.45
15.28	847	Св.	2.57
15.36	853	K ₁₂	—

Примечание
ский раздражитель
лишь полторы. Реги

Опыт

Опыт проведен

15.00	863	Зв.	0.48
15.08	854	Св.	1.10
15.16	859	K ₁₂	2.21
15.21	860	K ₁₂	0.07
15.26	861	K ₁₂	2.50
15.32	862	K ₁₂	2.45
15.37	863	K ₁₂	—
15.46	864	K ₁₂	1.51
15.54	855	Зв.	2.21
16.02	864	Св.	—

12.35	946	Зв.	2.09
12.42	938	Св.	2.15
12.49	930	K ₁₂	2.29
12.54	931	K ₁₂	0.10
12.59	932	K ₁₂	2.10
13.04	933	K ₁₂	—
13.09	934	K ₁₂	—

1	2	3	4	5					6	7
12.57	946	Св.	—	0	0	0	0	0	0	+
13.05	942	K ₁₂	2.24	0	0	0	0	1	11	
13.12	955	Зв.	0.03	3	3	3	1	2	2	
13.19	947	Св.	2.19	0	0	0	0	1	1	
13.26	943	K ₁₂	0.05	1	3	0	2	2	9	
										0*
										12
										14
										2*
										17

Сонлив.
Сонлив.

Опыт 317/81 2.XI 1953 г. Бобр

Опыт проведен на фоне повышенной пищевой возбудимости

14.32	855	Зв.	1.10	0	0	5	11	16	26	58	
14.40	846	Св.	1.48	0	0	0	2	6	13	21	+
14.48	847	K ₁₂	1.53	0	0	0	1	7	12	20	+
14.55	848	K ₁₂	0.12	2	5	9	6	8	5	35	—
15.00	849	K ₁₂	0.17	1	1	2	3	3	2	12	—
15.05	850	K ₁₂	0.14	1	0	0	0	1	2	4	—
15.10	851	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	— Сонлив.
15.15	852	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0*	— Сонлив.
15.20	856	Зв.	2.45	0	0	0	0	0	6	6*	— Сонлив.
15.28	847	Св.	2.57	0	0	0	0	0	1	1*	— Сонлив.
15.36	853	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0*	— Сонлив.

Примечание: Опыт 417/81 был проведен так: кожно-механический раздражитель (K₁₂) применялся не три минуты, как обычно, а лишь полторы. Регистрация слюноотделения проведена за 3 минуты.

Опыт 317/85 5.XI 1953 г. Бобр

Опыт проведен на фоне повышенной пищевой возбудимости
(суточное голодание)

15.00	863	Зв.	0.48	0	1	11	22	29	30	93	
15.08	854	Св.	1.10	0	0	2	3	4	13	22	
15.16	859	K ₁₂	2.21	0	0	0	0	2	9	11	—
15.21	860	K ₁₂	0.07	1	0	2	5	2	3	13	—
15.26	861	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	2	2	—
15.32	862	K ₁₂	2.45	0	0	0	0	0	1	1	—
15.37	863	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	+
15.46	864	Зв.	1.51	0	0	0	2	8	23	33	+
15.54	855	Св.	2.21	0	0	0	0	2	8	10	Вначале сонлив.
16.02	864	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	Сонлив.

Опыт 317/119 14.I 1954 г. Бобр

12.35	946	Зв.	2.09	0	0	0	0	9	25	34	+
12.42	938	Св.	2.15	0	0	0	0	4	8	12	+
12.49	930	K ₁₂	2.29	0	0	0	0	1	7	8**	— Сонлив.
12.54	931	K ₁₂	0.10	1	1	6	9	5	6	28	— Сонлив.
12.59	932	K ₁₂	2.10	0	0	0	0	1	1	2	— Сонлив.
13.04	933	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	— Сонлив.
13.09	934	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0*	+

1	2	3	4	5					6	7	
13.16	946	Зв.	2.26	0	0	0	0	2	11	13	Сонлив.
13.33	934	Св.	2.38	0	0	0	0	0	7	7	Сонлив.
13.30	935	K ₁₂	2.31	0	0	0	0	0	5	5	Сонлив.

** — неподача кормушки вызвала у Бобра сильную ориентировочно-пищевую реакцию. Сонливость рассеялась. Заглядывает в кормушку, «танцует».

* — еду взял с опозданием.

Опыт 317/120 15.I. 1954 г. Бобр

(Первый день после угашения рефлекса на касалку)

12.35	948	Зв.	2.16	0	0	0	0	3	10	13	Спит. Спит. Сонлив до 5-й полу- минуты.
12.42	935	Св.	2.29	0	0	0	0	1	1	2	
12.49	936	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	
12.56	949	Зв.	0.59	0	1	0	0	10	19	30	
13.03	936	Св.	2.20	0	0	0	0	3	8	11	
13.10	937	K ₁₂	1.00	0	0	1	1	5	6	13	

Опыт 317/121 16.I. 1954 г. Бобр

(Второй день после угашения рефлекса на касалку)

12.26	950	Зв.	2.13	0	0	0	0	15	27	42	
12.33	937	Св.	0.44	0	1	1	0	2	15	19	
12.40	938	K ₁₂	1.21	0	0	1	3	2	11	17	
12.47	951	Зв.	1.47	0	0	0	5	10	18	33	
12.54	938	Св.	2.02	0	0	0	0	6	11	17	
13.01	939	K ₁₂	2.03	0	0	0	0	6	5	11	

* — резкая двигательно-пищевая реакция с 5-й полуминуты.

мирование его с запаздывательным во всех случаях приводило к развитию сонливости Бобра. При углублении угасания Бобр засыпал и пробуждался лишь на стук кормушки; еду брал с опозданием. После угашения и подкрепления угасшего рефлекса на последующие подкрепляемые раздражители еду брал также неохотно и с некоторым опозданием. После угасания рефлекса на один раздражитель условные эффекты на последующие раздражители системы были резко сниженными. Последовательное торможение более всего сохранялось в анализаторе, рефлекс которого был подвержен процедуре угашения. Тормозное последствие сказывалось и на 2-й опытный день (см. протоколы опытов 317/119, 317/120, 317/121).

Как в опытах по угашению запаздывающего рефлекса на звуковой раздражитель, так и в опытах угашения запаздывающих рефлексов на световой и кожно-механический раздражители имело место резкое повышение пищевой реакции (двигательной и секреторной) при неподкреплении первого применения раздражителя ■ начале угасания.

Из 3-х угашений запаздывающего условного рефлекса на

свет только во втором опыте, на второе применение раздражителя, после неподкрепления его первого применения, наступило растормаживание запаздывания (см. опыт 317/98). При угашении же запаздывающего рефлекса на кожно-механический условный раздражитель во всех трех опытах по угашению на второе применение раздражителя без подкрепления имело место резкое растормаживание запаздывания. На 3—4-е применение — прогрессивно развивалось торможение (см. опыты 317/81, 317/85, 317/119).

Как было уже упомянуто, опыт первого угашения запаздывающего рефлекса на кожно-механический раздражитель (опыт 317/81) мы провели несколько иначе, чем другие опыты по угашению. Это различие состояло в том, что изолированное действие кожно-механического раздражителя длилось не три минуты, как обычно, а лишь полторы (укороченное действие). По истечении 3-х минут подкрепление не давалось. В этом опыте, изолировав таким образом фазу торможения рефлекса, мы хотели получить суммацию запаздывательного торможения, однако, мы ее не получили. Несмотря на прекращение действия условного раздражителя во время течения тормозной фазы, фаза возбуждения рефлекса наступала как и в обычном опыте. По истечении трех минут и неподкреплении двигательно-пищевая и секреторная реакции еще более усилились. В связи с обильным слюноотделением интервал между первым и вторым применением раздражителя в этом опыте был удлинен до 4-х минут, т. е. до прекращения слюноотделения (см. опыт 317/81). Как видно из протокола 317/81, в этом опыте резкое растормаживание запаздывания было не только на второе, но и на третье применение раздражителя без подкрепления. Причем, на второе применение раздражителя условный эффект увеличился с 20 до 35 капель, на третье же применение он был уже 12 капель, т. е. резко уменьшился, хотя и наблюдалось растормаживание запаздывания. Последующие два опыта (317/85, 317/119) по угашению запаздывающего рефлекса на кожно-механический раздражитель проведены так же, как и другие опыты по угашению. В этих опытах четко выступило явление растормаживания запаздывания на второе применение раздражителя, а затем на последующие применения — быстрое угасание рефлекса.

Отметим, что первые два опыта по угашению запаздывающего рефлекса на кожно-механический раздражитель проведены на фоне повышенной пищевой возбудимости Бобра. В этот период работы в суточном рационе Бобр не получал мяса, и, кроме того, суточное голодание вызвало значительное повышение условного слюноотделения. Несмотря на это, угасание запаздывающих рефлексов происходило так же быстро, как и в других опытах угашения запаздывающих рефлексов.

Естественно, представляло интерес провести опыт угашения на фоне пониженной пищевой возбудимости Бобра. Ниже приводим протокол этого опыта.

Опыт 317/129 26.I 1954 г. Бобр
За 1 час. 30 мин. до опыта Бобр был накормлен

Время применения раздражителя, мин., сек.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название				
1	2	3	4	5	6	7
12.32	966	Зв.	1.35	0 0 0 1 3 10	14	Сонлив.
12.39	958	Св.	2.10	0 0 0 0 1 6	7	
12.46	954	K ₁₂	2.15	0 0 0 0 1 5	6	
12.51	955	K ₁₂	1.49	0 0 0 1 1 2	4	
12.56	956	K ₁₂	2.27	0 0 0 0 1 1	2	— Спит.
13.01	957	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	0*	
13.08	967	Зв.	2.00	0 0 0 0 1 9	10	Сонлив. Сонлив. Спит.
13.15	959	Св.	1.58	0 0 0 1 1 1	3	
13.22	958	K ₁₂	—	0 0 0 0 0 0	0	

* — ест через 10 секунд.

Таким образом, рефлекс угас также на пятом применении раздражителя без подкрепления. При этом растормаживания не наблюдалось.

Следует указать, что однократное неподкрепление действия одного из раздражителей системы условных рефлексов резко меняет характер течения запаздывающего рефлекса на последующий условный раздражитель. Вот несколько примеров.

Опыт 317/132 29.I 1954 г. Бобр

Время применения раздражителя, час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название				
1	2	3	4	5	6	7
11.37	972	Зв.	1.49	0 0 0 1 13 16	30*	— + + + + +
11.44	964	Св.	0.07	1 2 3 3 5 7	21	
11.51	960	K ₁₂	2.03	0 0 0 0 3 8	11	
11.59	973	Зв.	1.43	0 0 0 1 10 14	25	
12.06	965	Св.	1.53	0 0 0 1 3 7	11	
12.13	961	K ₁₂	2.01	0 0 0 0 3 4	7	

* — сильная двигательльно-пищевая реакция.

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Опыт 317/133. 30.I 1954 г. Бобр

12.01	974	Зв.	1.10	0	0	1	5	6	16	28	+
12.07	966	Св.	1.54	0	0	0	3	6	7	16	+
12.14	962	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	2	7	9*	—
12.21	975	Зв.	0.04	1	1	4	6	6	14	32	+
12.28	967	Св.	0.04	1	0	1	2	2	4	10	+
12.35	963	K ₁₂	0.12	1	0	0	1	2	5	8	+

* — двигательльно-пищевая реакция.

Опыт 317/135 3. II 1954 г. Бобр

11.34	978	Зв.	0.15	1	1	1	0	10	12	25	+
11.41	970	Св.	0.33	0	1	0	3	3	4	11*	—
11.48	966	K ₁₂	0.04	1	1	3	2	2	4	13	+
11.55	979	Зв.	0.05	1	0	0	2	7	12	22	+
12.02	971	Св.	0.04	1	1	0	1	2	6	11	+
12.09	987	K ₁₂	1.53	0	0	0	1	2	3	6	+

* — двигательльно-пищевая реакция.

Как видно из приведенных протоколов опытов, неподкрепление условного раздражителя вызывает эффект растормаживания запаздывания на последующий условный раздражитель. Поэтому нам кажется, что наблюдаемое растормаживание на второе применение условного раздражителя после неподкрепления его первого применения в начале угашения является

Опыт 401/125 12. XII 1953 г. Букет

Время применения раздражителя в час., мин.	Условный раздраж.		Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотделения ■ каплях за каждые 30 сек.						Всего	Примечание
	Количество применений	Название									
1	2	3	4	5						6	7
10.20	1100	Зв.	2.15	0	0	0	0	1	4	5	— — — — — —
10.28	1085	Св.	2.40	0	0	0	0	0	2	2	
10.36	1097	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	3	4	7	
10.41	1098	K ₁₂	1.55	0	0	0	1	2	2	5	
10.46	1099	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	2	2	
10.51	1100	K ₁₂	0.34	0	2	3	0	0	0	5	
10.56	1101	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	—
11.01	1102	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	Сонлив.
11.06	1103	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	+
11.14	1104	K ₁₂	2.57	0	0	0	0	0	2	2	+
11.22	1101	Зв.	0.42	0	2	2	3	2	4	13	Сонлив.
11.30	1086	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	Сонлив.
11.38	1105	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	

1	2	3	4	5				6	7
---	---	---	---	---	--	--	--	---	---

Опыт 401/142 5.I 1954 г. Букет

10.25	1134	Зв.	2.20	0	0	0	0	2	14	16	
10.33	1119	Св.	2.45	0	0	0	0	0	4	4	
10.41	1138	K ₁₂	1.05	0	0	1	0	2	6	9	—
10.46	1139	K ₁₂	0.45	0	1	0	1	0	1	3	—
10.51	1140	K ₁₂	2.05	0	0	0	0	2	0	2	—
10.56	1141	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	—
11.01	1142	K ₁₂	—	0	0	0	0	0	0	0	+
11.06	1143	K ₁₂	2.52	0	0	0	0	0	3	3	
11.14	1135	Зв.	0.15	4	2	0	1	1	2	10	
11.22	1120	Св.	2.48	0	0	0	0	0	3	3	
11.30	1144	K ₁₂	2.35	0	0	0	0	0	4	4	

Опыт 401/146 9.I 1954 г. Букет

10.20	1142	Зв.	2.25	0	0	0	0	2	3	5	
10.28	1127	Св.	2.20	0	0	0	0	1	8	9	—
10.33	1128	Св.	2.35	0	0	0	0	0	5	5	—
10.38	1129	Св.	1.05	0	0	5	3	0	0	8	—
10.43	1130	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	—
10.48	1131	Св.	—	0	0	0	0	0	0	0	+
10.56	1151	K ₁₂	0.25	1	2	0	0	0	0	3	
11.03	1143	Зв.	0.20	2	2	2	0	1	4	11	
11.10	1132	Св.	1.40	0	0	0	1	1	4	6	
11.18	1152	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	4	3	7	

Опыт 401/151 15.I 1954 г. Букет

11.00	1152	Зв.	2.15	0	0	0	0	3	8	11	—
11.05	1153	Зв.	2.25	0	0	0	0	2	5	7	—
11.10	1154	Зв.	2.46	0	0	0	0	0	3	3	—
11.15	1155	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0	—
11.20	1156	Зв.	—	0	0	0	0	0	0	0	Сонлив.
11.28	1141	Св.	1.20	0	0	2	3	3	2	10	+
11.36	1161	K ₁₂	0.15	2	2	0	3	2	6	15	
11.44	1157	Зв.	2.48	0	0	0	0	0	5	5	
11.52	1142	Св.	2.14	0	0	0	0	1	6	7	
12.00	1162	K ₁₂	2.33	0	0	0	0	0	3	3	

результатом не только изменения стереотипа ■ связи с неподкреплением, но и продолжающегося следового возбуждения коркового пищевого центра ■ связи с отсутствием отрицательной индукции с подкоркового безусловного пищевого центра, возникающей при подкреплении.

Угашение запаздывающих рефлексов у Букета также происходило очень быстро. Однако динамика угашения и результаты последствия были несколько другими, чем у Бобра (см. протоколы опытов).

Из приведенных протоколов опытов видно, что во всех случаях наблюдалось быстрое развитие угасания. Так, уже на 4—5-м применении раздражителя без подкрепления рефлекс

полностью угасал. Неподкрепление первого применения раздражителя вызывало на короткое время повышение двигательной-пищевой реакции, но она быстро исчезала в связи с развитием угасания и быстрого наступления сонливости Букета. Из четырех опытов по угашению запаздывающего рефлекса на кожно-механический раздражитель в двух опытах на второе применение условного раздражителя без подкрепления имело место незначительное растормаживание запаздывания.

Угашение запаздывающего рефлекса на звуковой и световой раздражители происходило без предварительной фазы растормаживания запаздывания.

У Букета запаздывающий рефлекс на последующий условный раздражитель после подкрепления угасшего рефлекса не тормозился, как у Бобра, а наоборот, резко растормаживался. Последовательное торможение сказывалось на эффекте рефлекса, подвергнувшегося угасанию (см. опыты 401/125, 401/142, 401/146, 401/151).

Мы провели два опыта с угашением запаздывающего рефлекса у Барса. Барс более трех лет служил для опытов по изучению взаимодействия нервных процессов (П. Д. Харченко и М. Ф. Поливанная, 1953). Длительная и частая практика столкновения положительного и тормозного рефлексов, выработанных с кожно-механического анализатора, привела к ослаблению корковой части этого анализатора. Это ослабление выражалось в нарушении течения всех рефлексов в опыте с применением кожно-механического раздражителя, в частом растормаживании кожно-механической дифференцировки, в отказе от еды и т. д.

Спустя 7 месяцев мы возобновили опыты на Барсе, начав выработку у него условных короткоотставленных рефлексов на новую систему раздражителей. Положительные рефлексы на звонок, свет и М-120 выработались сравнительно быстро и с 15—20 сочетания стали более или менее постоянными. Что же касается дифференцировки (М-60), то она была неполной и в среднем составляла 30—40% эффекта ее положительного раздражителя. Затем, сохраняя систему короткоотставленных рефлексов, мы начали вырабатывать запаздывающий рефлекс на звук генератора средней интенсивности с отставлением подкрепления на 3 мин. Типичный рефлекс у Барса не выработался. Мы решили запаздывающий рефлекс подвергнуть острому, прерывистому угашению. На протяжении первых 5 применений раздражителя без подкрепления наблюдалось равномерное уменьшение величины условного эффекта с сохранением нарастания его к концу отставления. На последующие применения кривая секреции имела волнообразную форму, с 13 применения раздражителя без подкрепления величина условной секреции сильно возросла, наступила одышка, общее

сильное беспокойство, а на 15 применении Барс вырвался из лямок и соскочил со станка. На следующий день Барс не пошел в камеру. После двухнедельного перерыва мы продолжили опыты на Барсе и еще раз повторили угашение запаздывающего рефлекса. На сей раз уже на 9-м применении раздражителя без подкрепления Барс снова «сорвался». Отрицательная реакция сопровождалась сильной одышкой, визгом и активным освобождением от лямок. Таким образом, у Барса не удалось угасить запаздывающий рефлекс.

3. Влияние дифференцировочного торможения на запаздывание

После угашения и восстановления запаздывающих условных рефлексов у подопытных собак были выработаны отставленные на 30 сек. рефлексy: на М-120 — положительный и на М-60 — тормозной. В опыте раздражители применялись в таком порядке: Зв.—Св.—К-12—М-120—М-60—М-120, т. е. вначале воспроизводились три запаздывающих рефлекса, а затем три отставленных на 30 сек.

После выработки и упрочения рефлексов на стук метронома мы приступили к испытанию влияния дифференцировки на запаздывание. Опыты по испытанию суммации торможения производили на фоне нормального течения условных рефлексов у подопытных собак. Ниже приводим протоколы этих опытов.

Опыт 317/195/67. 24. IV 1954 г. Бобр (накануне испытания)

Время применения раздражителя в час., мин.	Условный раздражитель		Периоды запаздывания в мин., сек.	Величина условного эффекта в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего
	Количество применений	Название			
1	2	3	4	5	6
12.00	1091	Зв.	1.10	0 0 2 2 7 11	22
12.07	1082	Св.	0.45	0 2 1 2 2 4	11
12.14	1079	К ₁₂	1.50	0 0 0 2 1 2	5
12.21	15	М-120	0.60	0 1 3	4
12.26	8	М-60		0 0 0	0
12.31	16	М-120	0.14	0 1 4	5

Опыт 317/196/68 26. IV 1954 г. Бобр (в день испытания)

12.00	1092	Зв.	0.52	0 4 6 14 20 25	69
12.07	1083	Св.	2.34	0 0 0 0 0 4	4
12.14	1080	К ₁₂ + М60(2)	0.35	0 6 12 6 6 9	39*

1	2	3	4	5	6
12.21	17	M-120	0.18	0 1 4	5
12.26	9	M-60	—	0 0 0	0
12.30	18	M-120	0.14	0 2 4	6

* — M-60 применен в течение второй полуминуты.

Опыт 317/198/70. 28. IV 1954 г. Бобр (накануне испытания)

11.30	1094	Зв.	1.48	0 0 0 3 3 12	18
11.37	1085	Св.	2.45	0 0 0 0 3 6	9
11.44	1082	K ₁₂	2.50	0 0 0 0 0 4	4
11.51	21	M-120	0.22	0 0 4	4
11.56	11	M-60	—	0 0 0	0
12.01	22	M-120	0.25	0 0 5	5

Опыт 317/199/71. 29. IV 1954 г. Бобр (в день испытания)

11.50	1095	Зв.	1.15	0 0 3 4 8 14	29
11.57	1086	Св.	2.20	0 0 0 0 2 7	9
12.04	1083	K ₁₂ + 1.07	1.07	0 0 1 3 8 10	22*
		M-60			
		(3)			
12.11	23	M-120	0.21	0 0 4	4
12.16	12	M-60	—	0 0 0	0
12.21	24	M-120	0.02	3 2 2	7

* — M-60 применен в течение третьей полуминуты.

Опыт 317/200/72. 30. IV 1954 г. Бобр (первый день после испытания)

12.10	1096	Зв.	1.46	0 0 0 5 14 15	34
12.17	1087	Св.	2.20	0 0 0 0 4 6	10
12.24	1084	K ₁₂	2.10	0 0 0 0 4 6	10
12.31	25	M-120	0.24	0 0 6	6
12.36	13	M-60	—	0 0 0	0
12.41	26	M-120	0.25	0 0 3	3

Опыт 317/205/77. 7. V 1954 г. Бобр (в день испытания)

12.20	110	Зв.	0.35	0 4 4 4 3 6	21
12.27	1092	Св. + 1.45	1.45	0 0 0 1 2 0	3*
		M-60			скулит
		(6)			
12.34	1089	K ₁₂	2.55	0 0 0 0 0 2	2
12.41	35	M-120	0.22	0 0 3	3
12.46	18	M-60	—	0 0 0	0
12.51	36	M-120	0.24	0 0 4	4

* — M-60 применен в течение шестой полуминуты.

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Опыт 401/209/69. 26.IV 1954 г. Букет (накануне испытания)

10.10	1302	Зв.	0.48	0	2	2	3	2	4	13
10.17	1185	Св.	1.20	0	0	2	2	1	5	10
10.24	1312	K ₁₂	1.40	0	0	0	6	6	2	14
10.31	17	M-120	0.06	1	1	3				5
10.35	9	M-60	—	0	0	0				0
10.39	18	M-120	0.18	0	1	3				4

Опыт 401/229/69 27.IV 1954 г. Букет (в день испытания)

10.00	1303	Зв.	2.20	0	0	0	0	3	15	18
10.07	1186	Св.	1.15	0	0	2	2	2	5	11
10.14	1312	K ₁₂ +	0.37	0	5	4	6	3	6	24*
		M-60 (2)								
10.21	19	M-120	0.15	0	2	3				5
10.26	10	M-60	—	0	0	0				0
10.31	20	M-120	0.12	0	4	4				8

* — M-60 применен в течение второй полуминуты.

Опыт 401/231/71 29.IV 1954 г. Букет (накануне испытания)

10.00	1305	Зв.	0.48	0	2	3	1	2	3	11
10.07	1188	Св.	1.20	0	0	1	0	0	3	4
10.14	1314	K ₁₂	1.15	0	0	2	2	1	2	7
10.21	23	M-120	0.21	0	0	3				3
10.25	12	M-60	—	0	0	0				0
10.29	24	M-120	0.19	0	1	4				5

Опыт 401/232/72 30.IV 1954 г. Букет (в день испытания)

10.30	1306	Зв.	1.20	0	0	2	2	3	4	11
10.37	1189	Св.	2.06	0	0	0	0	2	6	8
10.44	1315	K ₁₂ +	1.10	0	0	3	4	4	3	14*
		M-60 (3)								
10.51	25	M-120	0.06	1	2	3				6
10.56	13	M-60	—	0	0	0				0
11.01	26	M-120	0.18	0	2	3				5

* — M-60 применен в течение третьей полуминуты.

Опыт 401/238/78 8.V 1954 г. Букет (накануне испытания)

10.15	1312	Зв.	2.25	0	0	0	0	2	6	8
10.22	1195	Св.	2.28	0	0	0	0	1	4	5
10.29	1321	K ₁₂	2.25	0	0	0	0	3	3	6
10.36	37	M-120	—	0	0	0				0
10.40	19	M-60	—	0	0	0				0
10.44	38	M-120	0.24	0	0	2				2

Опыт 401/239/79 10.V 1954

Опыт 401/241/81 12.V 1954

Опыт 401/242/82 13.V 1954

Опыт 90/44 15.V 1954

Опыт 90/45 16.IV 1954

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Опыт 401/239/79 10.V. 1954 г. Букет (в день испытания)

9.35	1313	Зв.	1.20	0 0 3 2 3 2	10
9.42	1396	Св.	1.50	0 0 0 2 3 2	7
9.49	1322	K ₁₂ + М-60 (6)	1.45	0 0 0 2 2 1	5*
9.56	39	М-120	0.23	0 0 4	4
10.01	20	М-60	—	0 0 0	0
10.06	40	М-120	0.24	0 0 3	спит 3

* — М-60 применен в течение шестой полуминуты.

Опыт 401/241/81 12.V 1954 г. Букет (перед испытанием)

9.50	1315	Зв.	1.15	0 0 2 2 4 4	12
9.56	1198	Св.	2.25	0 0 0 0 2 2	4
10.02	1324	K ₁₂	2.50	0 0 0 0 0 3	3
10.08	43	М-120	0.18	0 1 3	4
10.12	22	М-60	—	0 0 0	0
10.16	44	М-120	0.28	0 0 3	3

Опыт 401/242/82 13.V 1954 г. Букет (в день испытания)

10.00	1316	Зв. + М-60 (1)	0.25	2 1 0 0 0 3	6*
10.07	1199	Св.	2.20	0 0 0 0 2 3	5
10.14	1325	K ₁₂	0.55	0 1 2 4 3 4	14
10.21	45	М-120	0.24	0 0 2	2
10.25	23	М-60	—	0 0 0	0
10.29	46	М-120	0.15	0 1 2	3

* — М-60 применен в течение первой полуминуты.

Опыт 90/44 15.V 1954 г. Моржик (перед испытанием)

11.25	1448	Зв.	1.35	0 0 0 4 3 4	11
11.32	1441	Св.	2.40	0 0 0 0 0 5	5
11.39	1415	K ₁₂	1.40	0 0 0 2 1 1	4
11.46	84	М-120	0.17	0 1 2	3
11.50	44	М-60	—	0 0 0	0
11.54	85	М-120	0.22	0 0 4	4

Опыт 90/45 16.IV 1954 г. Моржик (в день испытания)

11.10	1449	Зв.	1.48	0 0 0 2 4 6	12
11.17	1442	Св. + М-60 (1)	0.07	3 3 10 4 1 3	24*
11.24	1416	K ₁₂	2.40	0 0 0 0 0 3	3
11.31	86	М-120	0.11	0 1 3	Сонлив 4
11.36	45	М-60	0.18	0 1 0	1
11.41	87	М-120	0.21	0 0 2	2

* — М-60 применен в течение первой полуминуты.

Прислушивается, все время смотрит на кормушку.

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Опыт 90/52 24.IV 1954 г. Моржик (перед испытанием)

11.00	1456	Зв.	0.12	3	2	3	3	2	4	17
11.07	1449	Св.	2.10	0	0	0	0	2	4	6
11.14	1423	K ₁₂	2.20	0	0	0	0	3	3	6
11.21	100	M-120	0.05	1	1	2				4
11.25	52	M-60	—	0	0	0				0
11.29	101	M-120	0.12	0	2	2				4

Опыт 90/53 26.IV 1954 г. Моржик (в день испытания)

11.05	1457	Зв.	2.20	0	0	0	0	2	5	7
11.12	1450	Св. + M-60 (2)	0.40	0	4	2	1	0	1	8*
11.19	1424	K ₁₂	2.35	0	0	0	0	0	3	3
11.26	102	M-120	0.23	0	0	3				3
11.31	53	M-60	—	0	0	0				0
11.36	103	M-120	0.26	0	0	2				2

* — M-60 применен в течение второй полуминуты

Опыт 90/55 28.IV 1954 г. Моржик (перед испытанием)

10.40	1459	Зв.	2.10	0	0	0	0	4	8	12
10.47	1452	Св.	2.18	0	0	0	0	2	4	6
10.54	1426	K ₁₂	2.40	0	0	0	0	0	4	4
11.00	106	M-120	0.21	0	0	3				3
11.04	55	M-60	—	0	0	0				0
11.08	107	M-120	0.06	1	3	2				4

Опыт 90/56 29.IV 1954 г. Моржик (в день испытания)

10.50	1460	Зв.	2.18	0	0	0	0	2	12	14
10.57	1453	Св. + M-60 (3)	1.45	0	0	0	1	1	3	5*
11.04	1427	K ₁₂	2.48	0	0	0	0	0	3	3
11.11	108	M-120	0.23	0	0	4				4
11.16	56	M-60	0.0	0	0	0				0
11.21	109	M-120	0.03	1	2	3				6

* — M-60 применен в течение третьей полуминуты.

Примечание: Количество условного эффекта на M-120 и M-60 отмечено в каплях на каждые 10 сек.

Из приведенных данных видно, что при применении дифференцировочного агента (M-60) в разные моменты запаздывающего рефлекса конечный его результат различный. Когда дифференцировочный раздражитель применялся в комбинации с условным в течение тормозной фазы, часто наблюдалось расстройство запаздывания. В случае применения дифференцировочного агента в комбинации с условным в течение фазы возбуждения рефлекса всегда имело место ее торможение. Применение дифференцировочного агента в комбинации с

условным в течение 1, 2 или 3-й полуминуты не всегда вызывало растормаживание, иногда наблюдалась суммация торможения, выражавшаяся в удлинении периода запаздывания, в уменьшении условного эффекта фазы возбуждения. Данные всех испытаний комбинированных раздражителей приведены в таблице 20.

Таблица 20
Результаты присоединения действия дифференцировочного агента в разные моменты запаздывания

Кличка собак	Полминуты совместного действия раздражителей	1-я		2-я		3-я		Всего испы- тий
		суммация	растор- маживан.	суммация	растор- маживан.	суммация	растор- маживан.	
Бобр		4	2	3	5	4	2	20
Букет		1	4	2	7	1	6	21
Моржик		1	6	1	7	3	1	19
Всего		6	12	6	19	8	9	60
%		33	67	24	76	47	51	

Таким образом, из 60 испытаний в 20 случаях наблюдалась суммация торможения, выражавшаяся в удлинении периода запаздывания и в уменьшении величины эффекта фазы возбуждения рефлекса. В 40 случаях имело место в большей или меньшей степени растормаживание и при этом в некоторых случаях резкое угнетение фазы возбуждения. Привлекает внимание тот факт, что у Букета и Моржика растормаживание наступало чаще, чем у Бобра. У всех наших подопытных животных наибольшее количество случаев растормаживания наблюдалось в момент присоединения действия дифференцировочного раздражителя к действию раздражителя запаздывающего рефлекса в течение 2-й полуминуты запаздывания. Кроме того, интенсивность растормаживания была неодинакова. Более сильное растормаживание наступало в случаях совпадения действия дифференцировочного агента с действием раздражителя запаздывающего рефлекса в течение 1-й или 2-й полуминуты; в тех же случаях, когда дифференцировочное торможение присоединялось в течение третьей полуминуты запаздывания, наступало растормаживание меньшей интенсивности или вовсе не наступало. Это обстоятельство дает основание предполагать, что интенсивность тормозного процесса на протяжении периода запаздывания неодинакова. Применение дифференцировочного агента в течение фазы возбуждения рефлекса во всех случаях вызывало ее торможение.

Так как у наших подопытных собак, особенно у Букета и Моржика, экстренное применение тормозной комбинации

иногда вызывало ориентировочную реакцию, то наблюдаемое при этом растормаживание, возможно, является следствием вмешательства ориентировочной реакции. Чтобы исключить в какой-то степени появление ориентировочной реакции на изменение стереотипа при испытании суммарного действия раздражителей, мы применяли дифференцировочный агент на разных местах системы, т. е. на первом, втором, третьем и т. д. местах. Убедившись в отсутствии ориентировочной реакции и в наличии абсолютной дифференцировки, мы провели несколько опытов по влиянию дифференцировочного торможения на запаздывательное. При этом предварительно углублялось дифференцировочное торможение. После двукратного применения последующее третье применение дифференцировки комбинировалось в течение 30 сек. с действием раздражителя запаздывающего рефлекса. Действие дифференцировочного агента по истечении 30 сек. прекращалось, а раздражитель запаздывающего рефлекса продолжал действовать до 3-х минут.

Во всех 9-ти опытах наблюдалось растормаживание запаздывания и почти полное торможение фазы возбуждения рефлекса с наступлением сонливости животных.

Растормаживание, ограниченное во времени, мы наблюдали и при комбинировании действия раздражителя одного запаздывающего рефлекса с действием другого дифференцировочного в течение первой полуминуты (см. опыты).

Опыт 317/212/84 17.V 1954 г. Бобр (перед испытанием)

Время при- менения раздражи- теля в час., мин.	Условный раздражитель		Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного слюноотделе- ния в каплях за каждые 30 сек.							Всего
	Количество применений*	Название									
1	2	3	4	5							6
12.00	1108	Зв.	0.45	0	1	0	0	2	8	11	
12.07	1099	Св.	1.10	0	0	1	2	3	2	8	
12.14	1096	K ₁₂	2.21	0	0	0	0	4	2	6	
12.21	49	M-120	0.24	0	0	3				3	
12.25	25	M-60	—	0	0	0				0	
12.29	50	M-120	0.22	0	0	4				4	

Опыт 317/213/85 18.V 1954 г. Бобр (в день испытания)

12.20	1109	Зв.	2.10	0	0	0	0	3	11		14
12.27	1100	Св.	2.28	0	0	0	0	1	3		4
12.34	1097	K ₁₂ +Св. (1) +M-60 (1)	0.35	0	4	2	1	2	0		9*
12.41	51	M-120	0.16	0	1	4					5
12.46	26	M-60	—	0	0	0					0
12.51	52	M-120	0.25	0	0	3					3

* — дремлет, обвисает в лямках.

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

Опыт 317/214/86 20.V 1954 г. Бобр (первый день после испытания)

12.00	1110	Зв.	2.25	0	0	0	0	2	6	8
12.07	1101	Св.	2.15	0	0	0	0	1	4	5
12.14	1098	K ₁₂	2.50	0	0	0	0	0	2	2
12.21	59	М-120	0.24	0	0	3				3
12.25	27	М-60	—	0	0	0				0
12.29	54	М-120	0.26	0	0	2				2

Опыт 401/245/85 12.V 1954 г. Букет (перед испытанием)

10.00	1319	Зв.	1.25	0	0	2	3	3	4	12
10.07	1202	Св.	1.45	0	0	0	2	3	3	8
10.14	1328	K ₁₂	1.15	0	0	2	3	3	2	10
10.21	51	М-120	0.12	0	2	2				4
10.25	26	М-60	—	0	0	0				0
10.29	52	М-120	0.23	0	0	4				4

Опыт 401/246/86 18.V 1954 г. Букет (в день испытания)

10.20	1320	Зв.	2.25							9
10.27	1203	Св. + K ₁₂ (1) +		0	0	0	0	1	8	
		+ М-60 (1)	0.33	0	1	2	1	2	0	6*
10.34	1329	K ₁₂	1.40	0	0	0	3	2	4	9
10.41	53	М-120	0.15	0	2	4				6
10.46	27	М-60	—	0	0	0				0
10.51	54	М-120	0.05	1	2	0				3

* — сонлив, обвисает в лямках, начал есть с опозданием

Опыт 401/247/87 19.V 1954 г. Букет (после испытания)

10.25	32	Зв.	0.40	0	2	2	1	2	4	11
10.32	1204	Св.	0.50	0	1	0	1	1	2	5
10.37	1330	K ₁₂	0.48	0	2	3	2	3	4	14
10.46	54	М-120	0.17	0	1	2				3
10.50	28	М-60	—	0	0	0				0
10.54	56	М-120	0.21	0	0	3				3

Опыт 90/72 19.V 1954 г. Моржик (перед испытанием)

11.35	1476	Зв.	1.10	0	0	2	3	5	7	17
11.42	1469	Св.	2.47	0	0	0	0	0	7	7
11.49	1443	K ₁₂	2.22	0	0	0	0	2	4	6
11.56	140	М-120	0.25	0	0	2				2
12.00	72	М-60	—	0	0	0				0
12.04	141	М-120	0.22	0	0	2				2

1	2	3	4	5	6
Опыт 90/73 20.V 1954 г. Моржик (в день испытания)					
11.00	1477	Зв.	1.50	0 0 0 2 3 4	9
11.07	1470	Св+K ₁₂ (1)	0.55	0 1 1 2 0 2	6*
		+M-60 (1)			
11.14	1444	K ₁₂	2.25	0 0 0 0 2 4	6
11.21	142	M-120	0.12	0 2 2	4*
11.25	78	M-60	—	0 0 0	0
11.29	143	M-120	22	0 0 3	3

* — сонлив, пытается сесть.

Опыт 90/74 21.V 1954 г. Моржик (после испытания)					
11.00	1478	Зв.	1.48	0 0 0 2 3 3	8
11.07	1471	Св.	2.32	0 0 0 0 0 3	3*
11.14	1445	K ₁₂	2.55	0 0 0 0 0 2	2*
11.21	144	M-120	0.12	0 2 2	4
11.25	74	M-60	—	0 0 0	0
11.29	145	M-120	0.21	0 0 3	3

* — сонлив, повисает в дямках.

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что возникновение условного тормозного процесса одновременно в нескольких пунктах коры головного мозга приводит к растормаживанию запаздывания с последующим торможением фазы возбуждения рефлекса.

Растормаживание, как правило, возникало не во время совместного действия трех тормозных раздражителей, а после выключения двух из них.

Испытания упомянутых тормозных комбинаций вызывали появление гипнотических фаз как в день испытания, так и в последующие два-три опытных дня.

Обсуждение результатов

Приведенный экспериментальный материал показывает, что при одновременном возникновении и развитии разных видов внутреннего торможения имеет место его суммация, а в некоторых случаях — взаимное растормаживание. Растормаживание, которое иногда при этом возникает, нельзя свести к одному механизму.

При одновременном возникновении запаздывательного торможения в пространственно различных корковых пунктах больших полушарий наступает его суммация, которая особенно четко выступила в опытах на Бобре. В тех же условиях проведения опыта у Букета наблюдалось резкое растормаживание.

Так как экстренное применение суммарного действия двух раздражителей запаздывающих рефлексов в течение времени их тормозных фаз вызывало у Букета ориентировочную реакцию, то растормаживание запаздывания является результатом последней. Однако ежедневное применение одной и той же тормозной комбинации, дающей эффект растормаживания, не привело к ее угашению, как это обычно имеет место при действии агентов из группы гаснущих тормозов (И. В. Завадский, 1907, 1908а; П. Н. Николаев, 1910 и др.). Более того, запаздывающий рефлекс, тормозная фаза которого суммировалась с тормозной фазой другого запаздывающего рефлекса, резко растормаживался при испытании его после применения тормозной комбинации. Следовательно, наблюдаемое у Букета растормаживание при этих условиях нельзя объяснить только влиянием ориентировочной реакции. Возможно, что растормаживание в данном случае является результатом индукционных отношений тормозных пунктов коры полушарий головного мозга, возникающих при одновременном действии двух тормозных раздражителей. Растормаживание одного тормозного пункта в силу положительной индукции из другого тормозного пункта наблюдали А. Г. Иванов-Смоленский, 1932а, 1938; И. Б. Познанская, 1930, 1934; З. Л. Синкевич, 1952; С. С. Бархударян, 1955; Сюй-Кэ, 1955 и др. (см. гл. III).

Острое прерывистое угашение запаздывающих рефлексов приводит к очень быстрому их угасанию в результате суммации угасательного и запаздывательного торможений. Однако этому быстрому развитию тормозного процесса иногда предшествует непродолжительное растормаживание запаздывания. Обычно растормаживание запаздывания наблюдается на втором, а иногда и на третьем применении раздражителя без подкрепления.

Отметим, что однократное неподкрепление применения одного условного раздражителя вызывает также растормаживание запаздывающего рефлекса на другой, последующий в опыте условный раздражитель.

При угашении запаздывающих рефлексов растормаживание запаздывания резко выступило у Бобра и почти не наблюдалось у Букета.

Следует отметить, что Бобр и Букет резко отличались между собой по степени пищевой возбудимости. Бобр обычно с порцию мясо-сухарного порошка съедал жадно и быстро. У него почти всегда было большое условное и безусловное слюноотделение. Букет менее жаден: порцию мясо-сухарного порошка съедал медленно, вяло, и величина пищевых рефлексов была значительно меньше, чем у Бобра. С этими их особенностями, по-видимому, связано и то, что первое неподкрепление раздражителя в начале угашения вызывало у Бобра и Букета неодина-

ковую двигательную-пищевую реакцию и неодинаковое общее поведение. Неподкрепление первого применения раздражителя в начале угашения вызывало у Бобра сильнейшую двигательную-пищевую реакцию, переходящую в общее беспокойство. По мере применения раздражителя и его неподкрепления развивалась сонливость и даже сон, т. е. у Бобра угашение происходило после предварительного периода сильного двигательного-пищевого возбуждения, сопровождавшегося иногда растормаживанием запаздывания.

Нам кажется, что растормаживание запаздывания, наблюдавшееся у Бобра на второе, а иногда и на третье применение условного раздражителя без подкрепления, является результатом суммации следового возбуждения коркового пищевого центра с возбуждением, возникающим на повторное применение условного раздражителя.

Из многих исследований (П. К. Анохин, 1927; Ф. П. Майоров, 1928; Д. И. Соловейчик, 1928; Р. Я. Райт, 1928; Н. А. Подкопаев, 1928; М. К. Петрова, 1933в; В. И. Павлова, 1933, 1944; П. С. Купалов, 1940 и др.) известно, что возбуждение подкоркового пищевого центра по механизму отрицательной индукции тормозит корковый пищевой центр. Из литературных данных (К. С. Абуладзе, 1949, 1951 и др.) также известно, что с прекращением действия условного или безусловного раздражителей возбуждение прекращается не сразу, а постепенно, т. е. некоторое время оно существует в латентном состоянии.

Следовательно, при прекращении действия условного раздражителя и отмене его подкрепления безусловным раздражителем, в силу отсутствия при этом отрицательной индукции с подкормки на корковый пищевой центр, возбуждение в последнем будет продолжаться. На фоне наличия следового возбуждения в корковом пищевом центре последующее его раздражение вызывает повышенную условнорефлекторную реакцию и растормаживание запаздывания. Такой вывод подтверждается и тем, что в случае понижения пищевой возбудимости Бобра первое неподкрепление применения условного раздражителя не вызывало столь резкого повышения пищевого возбуждения и в этих случаях на повторное применение раздражителя без подкрепления угашение запаздывающего рефлекса не сопровождалось резким растормаживанием запаздывания (см. опыты 317/81, 317/85, 317/129). Следует однако указать, что не во всех случаях наступало растормаживание запаздывания на второе применение раздражителя на фоне резкой двигательной-пищевой реакции, возникшей после неподкрепления первого применения раздражителя в начале угашающего рефлекса на звуковой раздражитель (звонок) неподкрепление первого его применения вызвало очень сильную дви-

гательно-пищевую реакцию и, тем не менее, на второе применение раздражителя имело место не растормаживание, а усиление запаздывания. По-видимому, сильное концентрированное возбуждение в двигательном анализаторе по механизму отрицательной индукции временно затормаживало пищевой центр. Это предположение согласуется с литературными данными по изучению соотношения между двигательным и пищевым центрами (М. Я. Безбокая, 1913; С. В. Клещов, 1940; Г. В. Скипин, 1940; И. С. Розенталь, 1946 и др.).

Суммация угасательного и запаздывательного торможений у Бобра проявлялась не только в быстром угашении запаздывающего рефлекса, в наступлении сонливости, в исчезновении условного и в уменьшении безусловного слюноотделения, но и в большей или меньшей интенсивности последовательного торможения запаздывающего рефлекса на последующие условные раздражители системы.

У Букета неподкрепление первого применения раздражителя в начале угасания не вызывало резкой двигательно-пищевой реакции, и, как правило, у него не возникало растормаживания на последующие применения раздражителя без подкрепления. Неподкрепление условного раздражителя, в силу суммации угасательного и запаздывательного торможения, вызывало быстрое наступление сонливости у Букета, он повисал в лямках и засыпал. Подкрепление же угасшего рефлекса вызывало резкое повышение двигательно-пищевой реакции. Букет после подкрепления становился беспокойным, он вертелся в станке, скулил, часто заглядывал в кормушку и т. д. При этом последующие запаздывающие рефлексy часто были расторможены, т. е. последовательно имело место не усиление запаздывания, а его растормаживание. Возможно, в данном случае причиной последовательного растормаживания запаздывания является также повышение возбудимости пищевого центра. Не исключено и влияние положительной индукции вследствие усиления торможения при угасании запаздывающего рефлекса.

В наших опытах по суммации дифференцировочного торможения и торможения при запаздывании в разные моменты его развития в большинстве случаев имело место растормаживание запаздывания с большим или меньшим изменением фазы возбуждения рефлекса. Наши данные согласуются с данными других авторов (А. О. Долин, 1949; Р. А. Черкашина, 1955, 1956). Однако мы не наблюдали таких резких нарушений в течении условных рефлексy, как в опытах Черкашиной в период первых испытаний дифференцировки во время течения запаздывания. У наших собак, в связи с частым повторением дифференцировки на разных местах системы рефлексy, а также в комбинации с раздражителями запаздывающих рефлексy, ориентировочная реакция была угашена. Однако, несмотря на это,

факт растормаживания при суммировании дифференцировочного торможения и запаздывательного торможения имел место. Учитывая то, что дифференцировочное торможение сильнее, чем запаздывательное, можно было бы предполагать, что растормаживание в данном случае является следствием положительной индукции с более тормозного коркового пункта на менее тормозной корковый пункт. Однако не совсем ясно, почему в одних случаях появляется растормаживание, в других — суммация. Почему неодинакова степень растормаживания при испытании дифференцировки в различные моменты развития запаздывания?

Как это видно из приведенной таблицы 20-й при суммации дифференцировочного торможения в течение 1-й или 2-й полуминут с торможением при запаздывании, растормаживание наблюдалось чаще, чем при их суммации в течение 3-й полуминуты запаздывания.

Наибольшее количество случаев растормаживания наблюдается при суммации дифференцировочного торможения и торможения при запаздывании на 2-й полуминуте его развития. Все это дает нам основание предполагать, что интенсивность тормозного процесса неодинакова на протяжении периода запаздывания. С другой стороны, усиление дифференцировочного торможения и его суммирование с запаздыванием почти всегда вызывало растормаживание. Суммирование тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов с присоединением дифференцировки вызывало волну растормаживания с последующим торможением фазы возбуждения рефлекса. При этом также неизбежно наступала сонливость подопытных собак. Все эти факты дают основание сделать вывод, что при одновременном возникновении определенной интенсивности дифференцировочного и запаздывательного торможений растормаживание является результатом перенапряжения торможения в силу его суммации, с последующей иррадиацией, вызывающей сонливость животных.

Растормаживание в результате перенапряжения тормозного процесса и, в частности, при удлинении дифференцировки наблюдали многие авторы (М. К. Петрова, 1937а; Ф. П. Майоров, 1938б; И. О. Нарбутович, 1938; В. В. Яковлева, 1940а и другие). Известно, что одним из тестов определения свойства корковых клеток развивать тормозный процесс принят прием удлинения времени действия дифференцировочного агента. Об этом свойстве судят по времени наступления и интенсивности растормаживания дифференцировки. Имеется также значительная литература по исследованию нарушений высшей нервной деятельности вследствие перенапряжения тормозного процесса. В последние годы в лаборатории Ф. П. Майорова и П. С. Купалова (Ф. П. Майоров, 1956; Мей Чжен Тун, 1955; Н. Н. Куд-

рявцева, 1955, 1956; З. А. Барсукова, 1956 и др.) показано, что при постепенном усилении дифференцировочного агента можно достичь предела коркового дифференцировочного торможения, т. е. такой степени торможения, за которой дальнейшее усиление физической интенсивности тормозного раздражителя вызывает стойкое растормаживание с развитием гипнотических фаз.

Данные экспериментальных исследований процесса торможения полностью подтвердили высказанное И. П. Павловым предположение о том, что торможение, как и процесс возбуждения, представляет собой активный нервный процесс и что существует предел для нервной системы как в смысле развития ею процесса возбуждения, так и в смысле развития процесса торможения.

Приведенные выше наши данные по растормаживанию в полной мере согласуются с этим взглядом и являются его подтверждением.

Различие результатов при испытании одновременного или последовательного взаимодействия разных видов внутреннего торможения обусловлено многими причинами. Во-первых, безусловно, имеет значение ориентировочная реакция, неизбежно возникающая на изменение стереотипа в применении раздражителей; во-вторых, имеет значение тип нервной системы, временные и силовые отношения взаимодействующих тормозных процессов.

ВЫВОДЫ

1. При одновременном возникновении и течении разных видов внутреннего торможения наступает суммация, усиление процесса торможения. При этом в некоторых случаях наблюдалось и взаимное растормаживание.

2. Торможение при запаздывании, возникающее в одном анализаторе на фоне его наличия в другом, как правило, суммируется, и процесс торможения при этом усиливается. Это усиление процесса торможения проявляется в удлинении периода запаздывания, в большем или меньшем торможении фазы возбуждения запаздывающего рефлекса.

3. Запаздывательное торможение, возникающее в одном анализаторе на фоне наличия процесса возбуждения в другом, тормозит его в большей или меньшей степени. При этом степень торможения обусловлена не только пространственным отношением корковых пунктов, к которым адресуются условные раздражители, но и силой взаимодействующих противоположных нервных процессов.

4. При угашении запаздывающего рефлекса происходит суммация угасательного и запаздывательного торможений.

5. Растормаживание запаздывания, возникающее иногда на второе или третье применение условного раздражителя без

подкрепления, является результатом суммации наличного возбуждения с латентным возбуждением пищевого центра.

6. Применение дифференцировочного раздражителя в течение времени запаздывания часто вызывает эффект растормаживания. Появление эффекта растормаживания зависит от силы взаимодействующих видов торможения. При усилении дифференцировочного торможения чаще наблюдается эффект растормаживания. В данном случае растормаживание является результатом перенапряжения торможения в силу его суммирования.

7. Растормаживание торможения при одновременном его возникновении в нескольких пунктах коры больших полушарий нельзя свести к одному механизму: оно может быть результатом:

а) ориентировочной реакции на экстренное изменение стереотипа как по «вертикали», так и по «горизонтали» (изменение порядка применения раздражителей, неподкрепление);

б) индуктивных отношений между различными тормозными пунктами коры больших полушарий в зависимости от временных и силовых соотношений взаимодействующих видов внутреннего торможения;

в) перенапряжения тормозного процесса;

г) особенностей типа нервной системы подопытных животных.

* * *

Анализируя полученные данные по растормаживанию запаздывания под влиянием раздражителей из группы гаснущих тормозов, а также при взаимодействии запаздывательного торможения с другими видами внутреннего торможения, мы высказали предположение о том, что торможение, лежащее в основе запаздывания положительной условнорефлекторной реакции, неодинаково по своей интенсивности на протяжении периода запаздывания. В связи с этим возник интерес более детально исследовать динамику торможения при запаздывании. Для решения этого вопроса мы применили прием испытаний на последовательное торможение в различные моменты развития запаздывательного торможения. При этом мы прекращали действие раздражителя запаздывающего рефлекса в разные моменты запаздывания и сразу же вызывали отставленный на 30 сек. условный рефлекс. Так как результат последствия действия раздражителя запаздывающего рефлекса мог маскироваться ориентировочной реакцией на экстренные прекращения действия раздражителя, возникла необходимость проследить течение запаздывающего рефлекса при различной длительности действия его раздражителя. Данные этих исследований изложены в XI главе.

О ЗАВИСИМОСТИ
ЗАПАЗДЫВАНИЯ
ОТ РАЗЛИЧНОЙ ДЛИТЕЛЬНОСТИ
УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Вопрос о значении для
условного рефлекса
авторов.

Первые Л. А. Орбели

В. М. Добровольский

действие условного ре-

условный рефлекс, в

жения всего периода

дальнейшими исследова-

Купалов, 1925, 1933

Н. Луков, 1933; Н. Лу-

В. В. Яковлева, 1936

1949; Д. Н. Неумыва-

IV) установлено, что

зависит как от

раздражителя, со-

типа нервной с-

оказалось, что

слабых и сильных

неодинакова: он

раздражитель, т.

относительные

Э. А. Асратян,

влияния

С. К.

ГЛАВА XI

О ЗАВИСИМОСТИ ТЕЧЕНИЯ ЗАПАЗДЫВАЮЩЕГО РЕФЛЕКСА ОТ РАЗЛИЧНОЙ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ДЕЙСТВИЯ УСЛОВНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ

Вопрос о значении длительности действия раздражителя для течения условного рефлекса был предметом исследования многих авторов.

Впервые Л. А. Орбели (1908), а затем К. Н. Кржишковский (1909), В. М. Добровольский (1911) заметили, что 5—10-секундное действие условного раздражителя вызывает такой же величины условный рефлекс, как и при действии раздражителя на протяжении всего периода отставления.

Дальнейшими исследованиями (М. К. Петрова, 1916; П. С. Купалов, 1925, 1933; И. С. Беритов, 1932; П. С. Купалов и Б. Н. Луков, 1933; Н. Н. Никитин, 1933; Э. А. Асратян, 1934, 1935; В. В. Яковлева, 1936; Б. И. Стожаров, 1940, 1948; Б. Н. Луков, 1949; Д. Н. Неумывака, 1954; С. П. Пышина, 1955 и др., см. гл. IV) установлено, что суммарная величина условного рефлекса зависит как от начального возбуждающего действия условного раздражителя, так и от длительности его действия, от исходного состояния возбудимости нервно-рефлекторного аппарата, типа нервной системы животного и т. д.

Далее, оказалось, что при одном и том же коротком действии сильных и слабых раздражителей величина условного эффекта неодинакова: она больше на слабый и меньше на сильный раздражитель, т. е. при данных условиях возникают парадоксальные отношения (И. Р. Пророков, 1934; С. В. Клещев, 1934; Э. А. Асратян, 1934, 1935; В. К. Федоров, 1949а).

Изучению влияния короткого действия раздражителя на течение запаздывающего рефлекса посвящена лишь одна работа П. С. Купалова и Н. Н. Павлова (1935). Авторы провели исследование на одной собаке, у которой был выработан запаз-

...дывающий рефлекс на звуковой раздражитель. П. С. Купалов и Н. Н. Павлов показали, что для полного воспроизведения запаздывающего рефлекса необходима такая длительность действия раздражителя, которая вызывает видимую фазу возбуждения рефлекса.

Вопрос о характере протекания запаздывающего рефлекса при укороченном времени действия условных раздражителей различной физической силы в литературе не освещен.

Методика

Опыты проведены на трех собаках (Бобр, Моржик, Букет), у которых были прочные запаздывающие рефлексy на звуковой, световой и кожно-механический раздражители с отставлением подкрепления на три минуты. Кроме запаздывающих рефлексy у собак были прочные, отставленные на 30 секунд условные рефлексy: на М-120—положительный и на М-60—тормозный. В опытный день раздражители применялись в такой последовательности: Зв.-Св.-К₁₂ — М-120 — М-60 и М-120.

Мы испытывали 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120, 130, 140, 150-секундное действие условного раздражителя.

Укороченное действие того или другого условного раздражителя запаздывающего рефлекса различной длительности применяли через один-два обычных опыта один раз в испытуемый опытный день и подкрепляли, как обычно, спустя три минуты от начала его действия. Условное слюноотделение регистрировали в каплях слюны за каждые 30 секунд в течение трех минут. Учитывали также последствие испытаний.

Результаты опытов

Вначале мы провели несколько опытов по испытанию 30-секундного действия условных раздражителей без подкрепления их следовой паузы. Ниже приводим несколько протоколов этих опытов.

Как видно из приведенных опытов, первое 30-секундное применение звонка не привело к воспроизведению запаздывающего рефлекса. Неподкрепление же спустя три минуты от начала действия раздражителя вызвало повышение пищевой возбудимости, что выразилось в резком растормаживании и усилении запаздывающего рефлекса на последующий условный световой раздражитель. В последующие два опытных дня рефлексy были несколько расторможены (см. оп. 11.I 1955 г.).

Применение 30-секундного действия звукового раздражителя на фоне неполного начального торможения рефлекса также не привело к воспроизведению запаздывающего реф-

Опыт 650/203

Условный раздраж.	Кол-во применений	Название	Длит. условного раздраж. в сек.	Период запазд. мин., сек.
1228	Зв.		180	1.0
1219	Св.		180	1.58
1142	К ₁₂		180	1.4
265	М-120		30	0.0
144	М-60		30	—
266	М-120		30	0.0

Опыт 651/204

1229	Зв.		30	0.0
1220	Св.		180	0.1
1143	К ₁₂		180	2.0
267	М-120		30	0.0
145	М-60		30	—
268	М-120		30	0.0

Общее при
2. Условное слюноотделение
в течение 15 секунд. В д
неполностью.

Опыт 652/205

Условный раздраж.	Кол-во применений	Название	Длит. дейст. усл. раздраж. в сек.	Период запазд.
1231	Зв.		30	—
1222	Св.		180	—
1145	К ₁₂		180	—
271	М-120		30	—
147	М-60		30	—
272	М-120		30	—

лекса, а неподкрепление спустя три минуты вызвало резкое растормаживание и усиление рефлекса на последующий световой условный раздражитель (см. оп. 11.1 1955 г.).

Приводим протокол этого испытания.

Опыт 650/203. 10. I 1955 г. Бобр (перед испытанием)

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздр.		Длит. условного раздр. в сек.	Период запазд. мин., сек.	Величина условного слюноотделения в каплях за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
9.30	1228	Зв.	180	1.08	0 0 1 6 10 12	29	+
9.37	1219	Св.	180	1.58	0 0 0 1 2 10	13	+
9.44	1142	K ₁₂	180	1.44	0 0 0 1 3 5	9	+
9.51	265	M-120	30	0.07	3 5 — — — —	8	+
9.56	144	M-60	30	—	0 0 — — — —	0	—
10.01	266	M-120	30	0.03	5 6 — — — —	11	+

Опыт 651/204 11. I 1955 г. Бобр (в день испытания)

9.23	1229	Зв.	30	0.34	0 3 0 2 2 0	7	—
9.30	1220	Св.	180	0.10	2 10 9 7 5 6	39	+
9.37	1143	K ₁₂	180	2.09	0 0 0 0 3 4	7	+
9.44	267	M-120	30	0.11	2 5 — — — —	7	+
9.49	145	M-60	30	—	0 0 — — — —	0	—
9.54	268	M-120	30	0.03	7 8 — — — —	15	+

Общее примечание: 1. + подкрепление, — исподкрепление.
2. Условное слюноотделение на M-120 и M-60 учитывали за каждые 15 секунд. В дальнейших таблицах протоколов опытов приводим неполностью.

Опыт 653/206 13. I 1955 г. Бобр

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздр.		Длит. дейст. усл. раздр. в сек.	Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотдел. в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
9.33	1231	Зв.	30	0.15	2 4 5 4 4 3	22	—
9.40	1222	Св.	180	0.09	2 2 11 10 11 8	44	+
9.47	1145	K ₁₂	180	0.48	0 1 2 2 3 8	16	+
9.54	271	M-120	30	0.10	2 3 — — — —	5	+
9.59	147	M-60	30	0.15	0 1 — — — —	1	—
10.04	272	M-120	30	0.08	2 6 — — — —	8	+

В последующий опытный день рефлексы были в норме. При третьем испытании 30-секундное действие звукового раздражителя без подкрепления его следовой паузы вызвало частичное воспроизведение запаздывающего рефлекса. В последствии имело место незначительное растормаживание и усиление рефлекса на свет и касалку (см. опыт 22.I 1955 г.).

Опыт 659/212 22.I 1955 г. Бобр

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздраж.		Длит. дейст. усл. раздр. в сек.	Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотдел. ■ каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
9.35	1237	Зв.	30	1.50	0 0 0 1 2 5	8	—
9.42	1238	Св.	180	1.58	0 0 0 1 3 6	10	+
9.49	1151	K ₁₂	180	0.49	0 1 2 6 6 7	22	+

Применение 30-секундного действия светового условного раздражителя, стоящего на втором месте в системе раздражителей, привело к более полному воспроизведению запаздывающего рефлекса в смысле интенсивности его фазы возбуждения. Последовательно имело место растормаживание и усиление запаздывающего рефлекса на последующий кожно-механический раздражитель (см. опыты 20 и 21.I 1955 г.).

Опыт 657/210 20.I 1955 г. Бобр (перед испытанием)

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздраж.		Длит. дейст. усл. раздр. в сек.	Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотдел. в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
9.28	1235	Зв.	180	1.17	0 0 3 7 10 11	21	+
9.35	1226	Св.	180	1.35	0 0 0 4 8 8	20	+
9.42	1149	K ₁₂	180	1.49	0 0 0 2 3 15	20	+

Опыт 658/211 21.I 1955 г. Бобр (в день испытания)

9.25	1236	Зв.	180	1.35	0 0 0 4 12 16	32	+
9.32	1227	Св.	30	1.25	0 0 1 2 5 5	13	—
9.59	1150	K ₁₂	180	0.55	0 1 5 9 11 14	40	+

Первое 30-секундное применение кожно-механического раздражения вызвало у Бобра воспроизведение запаздывающего рефлекса как в смысле соотношения фазы торможения и фазы возбуждения, так и в смысле интенсивности последней (см. опыты 14 и 15. I 1955 г.).

Опыт 654/207 14. I 1955 г. Бобр (перед испытанием)

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздр.		Длит. дейст. усл. раздр. в сек.	Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотдел. в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3		4	5	6	7
9.35	1232	Зв.	180	1.40	0 0 0 5 6 13	24	+
9.42	1223	Св.	180	1.37	0 0 0 3 4 6	13	+
9.49	1146	K ₁₂	180	1.10	0 0 4 7 10 8	29	+

Опыт 655/208 15. I 1955 г. Бобр (в день испытания)

9.34	1233	Зв.	180	1.04	0 0 2 7 11 15	45	+
9.43	1224	Св.	180	1.48	0 0 0 4 5 11	20	+
9.50	1147	K ₁₂	30	1.18	0 0 1 7 7 9	21	—

Таким образом, на Бобре испытание короткого 30-секундного действия звукового условного раздражителя не вызвало полного воспроизведения запаздывающего рефлекса. Действие светового и кожно-механического раздражителей длительностью 30 секунд было достаточным для почти полного воспроизведения запаздывающих рефлексов. Суммарная величина условного эффекта при 30-секундном действии светового и кожно-механического раздражителей была большей, чем при такой же длительности действия звукового, более сильного условного раздражителя. При повторных испытаниях короткого действия слабых условных раздражителей абсолютная величина условного эффекта уменьшалась, период запаздывания увеличивался, т. е. отсутствовало растормаживание периода запаздывания. При этом парадоксальная зависимость величины условного эффекта от силы условного раздражителя лишь иногда сохранялась. Следовательно, на результате запаздывающего рефлекса при первом испытании короткого действия условного раздражителя могло сказаться внешнее возбуждение в силу ориентировочной реакции на экстренное прекращение раздражителя.

У Моржика 30-секундное действие условного эффекта запаздывающего рефлекса (звонка) не вызвало условного эффекта запаздывающего рефлекса, тогда как 30-секундное действие более слабого условного светового раздражителя вызвало соответству-

ющий условный эффект. Неподкрепление короткого действия звукового раздражителя последовательно вызывало усиление условного рефлекса на свет и касалку (см. опыты 706/205, 706/362).

Опыт 706/204 31. I 1955 г. Моржик (накануне испытания)

Время применения раздр. в час., мин.	Условный раздр.		Длит. дейст. усл. раздр. в сек.	Период запазд. в мин., сек.	Величина условного слюноотдел. в каплях слюны за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
	Количество применений	Название					
1	2	3	4	5	6	7	8
10.12	1608	Зв.	180	2.03	0 0 0 0 3 8	11	+
10.19	1600	Св.	180	2.20	0 0 0 0 1 5	6	+
10.26	1566	K ₁₂	180	2.28	0 0 0 0 1 3	4	+

Опыт 706/205 1. II 1955 г. Моржик (в день испытаний)

10.30	1609	Зв.	30	—	0 0 0 0 0 0	0	—
10.37	1601	Св.	180	1.43	0 0 0 3 5 4	13	+
10.44	1567	K ₁₂	180	1.45	0 0 0 2 4 5	11	+

Опыт 706/361 5. I 1956 г. Моржик (накануне испытания)

10.45	1736	Зв.	180	2.16	0 0 0 0 4 8	12	+
10.52	1747	Св.	180	2.26	0 0 0 0 1 6	7	+
11.05	1737	Зв.	180	2.20	0 0 0 0 2 9	11	+
11.12	1748	Св.	30	2.22	0 0 0 0 2 4	6	—

Аналогичные испытания были проведены и на Букете. Ниже приводим протоколы этих опытов.

Опыт 760/209 7. I 1955 г. Букет (накануне испытания)

11.15	1441	Зв.	180	1.10	0 0 2 4 7 8	21	+
11.22	1326	Св.	180	1.37	0 0 0 2 4 5	11	+
11.29	1452	K ₁₂	180	1.30	0 0 0 4 4 5	13	+
11.36	280	M-120	30	0.12	1 3 — — — —	4	+
11.41	148	M-60	30	—	0 0 — — — —	0	—
11.46	281	M-120	30	0.16	0 4 — — — —	4	+

Опыт 761/210 8. I 1955 г. Букет (в день испытания)

11.00	1442	Зв.	180	1.18	0 0 1 2 5 6	14	+
11.07	1327	Св.	180	1.39	0 0 0 1 1 7	9	+
11.14	1453	K ₁₂	30	1.10	0 0 2 6 3 3	14	—
11.21	282	M-120	30	0.09	1 5 — — — —	6	+
11.28	149	M-60	30	—	0 0 — — — —	0	—
11.35	283	M-120	30	0.12	1 4 — — — —	5	+

Опыт 762/211 10. I

11.43	Зв.	180	1.20
11.58	Св.	180	1.02
12.14	K ₁₂	30	0.05
12.24	M-120	30	—
12.30	M-60	30	0.08
12.35	M-120	30	—

* В камеру 200

Опыт 763/212 11. I

2	3	4	5
11.55	1444	Зв.	180
12.04	1329	Св.	30
12.11	1455	K ₁₂	180
12.18	268	M-120	30
12.26	151	M-60	30
12.28	269	M-120	30

Опыт 766/215 14. I

11.00	1447	Зв.	180
11.07	1332	Св.	180
11.14	1458	K ₁₂	180
11.21	292	M-120	30
11.26	154	M-60	30
11.31	293	M-120	30

Опыт 767/216 15. I

11.00	1448	Зв.	180
11.15	1333	Св.	30
11.22	1459	K ₁₂	180
11.29	294	M-120	180
11.34	155	M-60	30
11.39	295	M-120	30

У Букета 30-секундное раздражение в месте, так же, как и в опытах 766/215 и 767/216, вызвало торможение, а сумма раздражений в течение 2 мин. 17 сек. вызвала почти полное угнетение условного рефлекса. При этом в 1 мин. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Опыт 762/211 10. I 1955 г. Букет (накануне испытания)

11.22	1443	Зв.	180	1.20	0	0	2	4	5	10	21	+
11.29	1328	Св.	180	1.02	0	0	7	7	8	6	28*	+
11.36	1454	K ₁₂	180	1.07	0	0	1	3	4	4	12	+
11.43	284	M-120	30	0.05	2	4	—	—	—	—	6	+
11.48	150	M-60	30	—	0	0	—	—	—	—	0	—
11.53	285	M-120	30	0.08	1	4	—	—	—	—	5	+

* В камеру доносится шум из соседней комнаты.

Опыт 763/212 11. I 1955 г. Букет (в день испытания)

1	2	3	4	5	6						7	■
10.57	1444	3B.	180	1.10	0	0	4	5	7	8	24	+
11.04	1329	CB.	30	0.58	0	1	1	2	5	6	15	—
11.11	1455	K _{I2}	180	0.45	0	2	3	3	4	4	16	+
11.18	268	M-120	30	0.15	1	3	—	—	—	—	4	+
11.26	151	M-60	30	—	0	0	—	—	—	—	0	—
11.28	269	M-120	30	0.22	0	3	—	—	—	—	3	+

Опыт 766/215 14. I 1955 г. Букет (накануне испытания)

11.00	1447	Зв.	180	1.10	0	0	2	3	3	9	17	+
11.07	1332	Св.	180	1.35	0	0	0	4	4	4	12	+
11.14	1458	K ₁₂	180	1.05	0	0	3	5	6	6	20	+
11.21	292	M-120	30	0.09	2	5	—	—	—	—	7	+
11.26	154	M-60	30	0.18	0	1	—	—	—	—	1	—
11.31	293	M-120	30	0.05	4	4	—	—	—	—	■	+

Опыт 767/216 15. I 1955 г. Букет (в день испытания)

11.08	1448	Зв.	30	2.17	0	0	0	0	2	2	4	—
11.15	1333	Св.	180	1.55	0	0	0	1	1	4	6	+
11.22	1459	K ₁₂	180	1.03	0	0	1	2	2	3	8	+
11.29	294	M-120	30	0.08	2	4	—	—	—	—	6	+
11.34	155	M-60	30	—	0	0	—	—	—	—	0	—
11.39	295	M-120	30	0.16	1	4	—	—	—	—	5	+

У Букета 30-секундное действие звонка, стоящего на первом порядковом месте, также оказалось недостаточным для полного воспроизведения запаздывающего рефлекса. Как видно из протоколов опытов 766/215 и 767/216 при коротком действии звонка фаза торможения рефлекса удлинилась с 1 мин. 10 сек. до 2 мин. 17 сек., а суммарная величина условного эффекта фазы возбуждения уменьшилась с 17 капель до 4 капель.

Первое применение 30-секундного действия светового или кожно-механического, т. е. более слабых условных раздражителей, вызвало почти полное воспроизведение запаздывающего рефлекса. При этом имело место уменьшение периода запаздывания с 1 мин. 2 сек. до 58 сек. при коротком действии свето-

вого раздражителя и с 1 мин. 30 сек. до 1 мин. 10 сек. при коротком действии кожно-механического условного раздражителя. На последующий условный раздражитель наблюдалось растормаживание запаздывания и незначительное усиление условного эффекта. Так, после 30-секундного действия светового условного раздражителя период запаздывания на механический раздражитель уменьшился с 1 мин. 7 сек. до 45 сек., а величина условного эффекта увеличилась с 12 до 16 капель. После же 30-секундного действия касалки период запаздывания рефлекса на М-120 уменьшился с 12 сек. до 9 сек., а условный эффект увеличился с 4 до 6 капель.

Таким образом, при одних и тех же условиях, при одинаковой длительности действия различных по физической силе условных раздражителей конечный результат запаздывающего рефлекса неодинаков. При повторных испытаниях 30-секундного действия условных раздражителей у Букета, как и у Бобра, на световой и кожно-механический раздражитель имело место неполное воспроизведение запаздывающего рефлекса. Однако при этом величина условного эффекта в большинстве случаев была большей, чем величина рефлекса при такой же длительности звукового условного раздражителя. Таким образом, истинный результат запаздывающего рефлекса на первое испытание короткого действия условного раздражителя у Моржика и Букета также маскируется внешним возбуждением, возникающим на прекращение действия условного раздражителя.

Чтобы избежать нарушения запаздывающих рефлексов при изменении пищевой возбудимости в связи с неподкреплением короткого действия раздражителя, а также возможного угасания рефлекса при повторении и неподкреплении его, в последующих опытах, короткое применение раздражителя мы подкрепляли такой же порцией мясо-сухарного порошка спустя 3 минуты, как и в обычных опытах при сплошном, 3-минутном действии раздражителя.

Данные этих испытаний на Бобре приводим в таблице 21.

Из приведенной таблицы видно, что при различной длительности действия условного кожно-механического раздражителя конечный результат запаздывающего рефлекса неодинаков. 10—40-секундное действие вместо 3 минут вызывало незначительный условный эффект к концу 3-й минуты, т. е. к моменту присоединения подкрепления. Раздражения длительностью от 40 до 120 секунд то вызывали, то не вызывали условный эффект. Удлинение действия раздражителя до 150 секунд вызывало почти полное воспроизведение запаздывающего рефлекса. Отметим, что воспроизведение запаздывающего рефлекса иногда наступало и тогда, когда время наличного действия раздражителя не «перекрывало» времени появления видимой фазы возбуждения, а лишь приближалось к ее началу.

Течение запаздывающего действия кожно-механического раздражителя

Длительность действия условного раздражителя в секундах	2
30.IV	180
31.IV	10
1.IV	180
2.IV	20
5.IV	180
6.IV	40
7.IV	180
8.IV	50
11.IV	180
12.IV	60
13.IV	180
14.IV	70
16.IV	180
17.IV	80
25.IV	180
26.IV	90
29.IV	180
30.IV	110
3.V	180
4.V	120
5.V	130
1.VI	150
2.VI	150

Течение запаздывающего действия

3.IX	180
9.IX	10
17.IX	180
18.IX	20
24.IX	180
25.IX	30
25.X	180
	40
	180
	60
	180
	90
	150

Таблица 21

Течение запаздывающего рефлекса у Бобра при различной длительности действия кожно-механического условного раздражителя

Дата опыта 1955 г.	Длительн. действия условного раздражит. в секунд.	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
1	2	3	4	5	6
30.III	180	2.12	0 0 0 0 6 7	13	Ориентировоч- ная реакция.
31.III	10	2.36	0 0 0 0 0 4	4	
1.IV	180	2.15	0 0 0 0 3 6	9	
2.IV	20	2.20	0 0 0 0 2 4	6	
5.IV	180	1.28	0 0 1 2 5 7	15	Сонлив.
6.IV	40	2.50	0 0 0 0 0 2	2	
7.IV	180	2.12	0 0 0 0 5 4	9	
8.IV	50	—	0 0 0 0 0 0	0	
11.IV	180	2.15	0 0 0 0 4 5	9	Ориентировоч- ная реакция.
12.IV	60	2.51	0 0 0 0 0 3	3	
13.IV	180	2.21	0 0 0 0 2 5	7	
14.IV	70	2.28	0 0 0 0 1 6	7	
16.IV	180	2.14	0 0 0 0 3 5	8	Сонлив.
17.IV	80	—	0 0 0 0 0 0	0	
25.IV	180	2.34	0 0 0 0 0 6	6	
26.IV	90	2.26	0 0 0 0 2 2	4	
29.IV	180	2.43	0 0 0 0 0 6	6	Слит.
30.IV	110	—	0 0 0 0 0 0	0	
3.V	180	2.26	0 0 0 0 1 6	7	
4.V	120	2.53	0 0 0 0 0 3	3	
5.V	130	2.21	0 0 0 0 1 5	6	Сонлив.
1.VI	150	2.19	0 0 0 0 2 8	10	
2.VI	150	2.27	0 0 0 0 2 10	12	

Течение запаздывающего рефлекса у Бобра при различной длительности действия звукового условного раздражителя

3.IX	180	1.50	0 0 0 1 12 17	30
	10	2.51	0 0 0 0 0 4	4
9.IX	180	2.05	0 0 0 0 10 19	29
	20	—	0 0 0 0 0 0	0
17.IX	180	1.47	0 0 0 1 7 20	28
	30	2.49	0 0 0 0 0 2	2
18.IX	180	2.04	0 0 0 0 10 21	31
	40	—	0 0 0 0 0 0	0
24.IX	180	1.43	0 0 0 2 7 24	33
	60	2.50	0 0 0 0 0 5	5
25.IX	180	1.30	0 0 0 4 9 16	29
	90	1.35	0 0 0 4 1 10	15
25.X	150	1.40	0 0 0 6 9 13	28

При прекращении действия звукового раздражителя на фоне развития тормозной фазы фаза возбуждения рефлекса не наступала. Иногда небольшое условное слюноотделение появлялось к моменту подачи кормушки. 20—40-секундное действие, как правило, не вызывало условного слюноотделения (см. табл. 21).

В опытах на Моржике и Букете мы испытывали укороченное действие звукового и светового условного раздражителей. Были получены, примерно, одинаковые данные. Приводим данные, полученные в опытах на Моржике (см. табл. 22).

Таблица 22

Течение запаздывающего рефлекса у Моржика при различной длительности действия звукового раздражителя (звонка)

Дата опыта 1955 г.	Длительн. действия условного раздражит. в секунд.	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта в каплях за каждые 30 сек.							Всего	Примечание
1	2	3	4							5	6
29.III	180	2.21	0	0	0	0	2	8		10	
30.III	10	—	0	0	0	0	0	0		0	
31.III	180	2.47	0	0	0	0	0	7		7	
1.IV	20	—	0	0	0	0	0	0		0	
2.IV	180	2.36	0	0	0	0	0	10		10	
4.IV	30	—	0	0	0	0	0	0		0	
5.IV	180	2.36	0	0	0	0	0	9		9	
6.IV	40	2.54	0	0	0	0	0	2		2	
7.IV	180	2.28	0	0	0	0	1	9		10	
8.IV	50	—	0	0	0	0	0	0		0	
10.IV	180	2.25	0	0	0	0	1	10		11	
12.IV	60	—	0	0	0	0	0	0		0	
14.IV	70	2.11	0	0	0	0	1	1		2	
15.IV	80	2.24	0	0	0	0	1	3		4	
25.IV	180	2.28	0	0	0	0	2	9		11	
27.IV	110	2.45	0	0	0	0	0	5		5	
4.V	180	2.11	0	0	0	0	3	6		9	
5.V	120	2.50	0	0	0	0	2	4		6	
6.V	130	2.21	0	0	0	0	1	5		6	
27.V	180	2.27	0	0	0	0	1	7		8	
31.V	140	2.18	0	0	0	0	1	8		9	

У Моржика четко выступила зависимость между длительностью действия условного раздражителя и степенью воспроизведения запаздывающего рефлекса. Прекращение раздражения на фоне развития запаздывательного торможения фазы возбуждения рефлекса не вызывало (см. табл. 22, опыты от 29/III—15/IV). Удлинение же времени действия раздражителя (80—120 сек.) до появления видимой фазы возбуждения, а тем более к началу ее появления (120—140 сек.) вызывало

величину условного эффекта как при сплошном, 3-минутном действии раздражителя.

Испытание различной длительности светового условного раздражителя дало примерно такие же результаты, как и испытание коротких действий звукового условного раздражителя. Однако, иногда и после прекращения действия светового условного раздражителя на фоне тормозной фазы рефлекса фаза возбуждения все же проявлялась. Величина ее была всегда значительно меньше, чем при сплошном действии раздражителя.

В таблице 23-й приведены данные испытаний коротких действий звукового раздражителя запаздывающего рефлекса у Букета.

Таблица 23

Течение запаздывающего рефлекса у Букета при различной длительности действия звукового раздражителя (звонка)

Дата опыта 1955 г.	Длительн. действия условного раздражит. в секунд.	Период за- паздывания в мин., сек.	Величина услов- ного эффекта ■ каплях за каждые 30 сек.	Всего	Примечание
1	2	3	4	5	6
29.III	180	2.24	0 0 0 0 1 9	10	
30.III	10	2.57	0 0 0 0 0 1	1	
31.III	180	2.23	0 0 0 0 2 6	8	
1.IV	20	—	0 0 0 0 0 0	0	
2.IV	180	2.24	0 0 0 0 1 5	6	
4.IV	30	2.45	0 0 0 0 0 2	2	
8.IV	180	2.21	0 0 0 0 2 6	8	
9.IV	40	—	0 0 0 0 0 0	0	
11.IV	180	2.43	0 0 0 0 0 6	6	
12.IV	50	2.47	0 0 0 0 0 1	1	
15.IV	180	1.40	0 0 0 2 2 7	11	
16.IV	60	1.32	0 0 0 1 1 2	4	
19.IV	70	—	0 0 0 0 0 0	0	Дремлет.
29.IV	80	—	0 0 0 0 0 0	0	То же.
1.VI	180	1.54	0 0 0 1 3 5	9	
3.VI	120	2.05	0 0 0 0 5 8	13	

Таким образом, прекращение действия звукового раздражителя на фоне развития тормозной фазы рефлекса не приводит к воспроизведению фазы возбуждения рефлекса. При этом торможение, как правило, распространяется и на время фазы возбуждения рефлекса.

Испытание различной длительности действия светового раздражителя дали примерно такие же результаты. Прекращение на фоне тормозной фазы не вызывало появления фазы возбуждения, прекращение же действия раздражителя на фоне ее появления вызывало ее полное воспроизведение.

Обсуждение результатов

Как видно из приведенных литературных данных (см. гл. IV), величина условного рефлекса зависит как от начального момента действия условного раздражителя, так и от длительности его действия; она также зависит от исходного состояния возбудимости коры головного мозга, от типа нервной системы животных.

Что же касается объяснения интимной стороны этой зависимости, то до сих пор, в связи со сложностью вопроса, единого мнения нет. С одной стороны, возникал вопрос, чем обуславливается длительность реакции после кратковременного действия условного раздражителя, с другой стороны, представляло интерес понять механизм значения длительности действия раздражителя для величины реакции.

К. М. Быков, рассматривая вопрос о зависимости длительности рефлекторной реакции от кратковременного коркового импульса, высказал мысль, что, возможно, при этом имеет место поддерживающее непрерывное возбуждение в каких-то элементах рефлекторной дуги (в смысле неколеблющегося возбуждения Н. Е. Введенского). Из работ К. С. Быкова известно, что «под влиянием кортикального импульса процесс часто вовлекаются и гуморальные системы с их инертной и длительной манерой действия» (1953, стр. 247). Следовательно, длительность рефлекторной реакции может поддерживаться гуморальным механизмом.

Что же касается зависимости величины реакции от длительности действия условного раздражителя, то Э. А. Асратян на основании работ Эдриана допускает, что в известных пределах более длительное действие раздражителя и более продолжительно генерирует нервные импульсы в соответствующих звеньях сложной рефлекторной дуги, что и обуславливает увеличение и удлинение условной реакции.

Наиболее обоснованный взгляд на механизм длительности условнорефлекторной реакции при укороченном времени действия условного раздражителя, а также на механизм значения длительности действия раздражителя для формирования условного возбуждения развил П. С. Купалов.

П. С. Купалов и Б. Н. Луков (1933), анализируя тот факт, что короткое действие условного раздражителя (1—3 секунды) является лишь толчком, приводящим в действие сложную последовательность цепи нервных процессов, обуславливающих длительную условную реакцию, высказали гипотезу о том, что кора головного мозга состоит из различных по своим функциям отделов. Первый отдел, к которому притекают афферентные импульсы, — рецепторный отдел, по их мнению, не может быть источником длительных разрядов импульсов при кратковременном раздражении. Второй отдел — промежуточный между аффе-

рентной и эфферентной частью условнорефлекторной дуги, состоящий из системы промежуточных нейронов, по мнению авторов, обладает свойством генерировать импульсы и обеспечивает длительность условнорефлекторной реакции при коротком раздражении. Это предположение авторов было развито дальше и экспериментально обогащено.

Следуя идеям И. М. Сеченова о скрытых состояниях процесса возбуждения и исходя из данных А. Ф. Самойлова (1930) о кольцевом ритме возбуждения, на основании опытов (П. С. Купалов, 1925; П. С. Купалов и Б. Н. Луков, 1933; П. С. Купалов и Г. В. Скипин, 1934; Д. П. Капустник, 1948; Д. И. Стожаров, 1940, 1948; Б. Н. Луков, 1949; Д. П. Неумывака, 1954; С. П. Пышина, 1955 — см. гл. IV), П. С. Купалов (1947, 1949) развил взгляд, согласно которому длительный ход условной секреции слюны при укороченном действии условного раздражителя обуславливается наличием в коре полушарий системы замкнутых повторно возбуждающихся круговых нервных путей, которые формируются во время выработки и упрочения условного рефлекса. После формирования и упрочения системы кольцевых путей достаточно только начального импульса, поступившего в систему при самом непродолжительном действии условного раздражителя, чтобы возникла циркуляция возбуждения по кольцевому пути и тем самым была обеспечена длительная деятельность исполнительного органа — слюнной железы.

Следует указать, что представление о наличии замкнутых нервных кольцевых путей развивают многие физиологи и нейробиологи (Ranson and Hinsey, 1930; С. А. Саркисов и Г. И. Поляков, 1949; Г. И. Поляков, 1953; С. Бериташвили, 1956 и др.). Согласно гистологическим данным, простая схема проведения возбуждения по кольцевому пути представляется в следующем виде. Возбуждение, переданное невритом афферентных нейронов эфферентным (пирамидным клеткам), направляется по невритам пирамидных клеток к эффектору. Но так как невриты дают коллатерали, идущие как в нисходящем, так и в восходящем направлении, то часть нервных импульсов возвращается в более поверхностно расположенные слои коры и там переадресовывается через систему промежуточных нейронов снова эфферентным нейронам. Создается как бы замкнутый круг, по которому циркулирует возбуждение, и при каждом цикле один импульс направляется к эффекторным нейронам, поддерживая их деятельное состояние на протяжении более или менее длительного периода, обеспечивая тем самым деятельность эффектора.

Согласно представлению, развиваемого П. С. Купаловым, в ходе образования условного рефлекса в силу иррадиации возбуждения формируется много кольцевых путей: коротких, про-

стых и более длинных, сложных, по которым нервные импульсы могут циркулировать различное время, прежде чем перейти на эффекторный путь. Формирование кольцевых нервных путей, их сложность и взаимосвязь зависят от условий выработки условного рефлекса. В случае отставленного на 30—60 секунд условного рефлекса, т. е. при 30—60-секундном действии условного раздражителя, возбуждение распространяется сразу по нескольким кольцевым путям, которые включаются в определенной последовательности, и этим самым обеспечивается постепенное нарастание интенсивности секреции за время изолированного действия раздражителя. Этот механизм может воспроизвестись и при экстренном укорочении времени действия условного раздражителя. В меру применения лишь коротких раздражений наступает перестройка механизма условного рефлекса, часть кольцевых путей затормаживается. Начинают использоваться только более длительные кольцевые пути, т. е. происходит образование следового условного рефлекса. То же явление наблюдается и во время образования запаздывающего условного рефлекса. Если короткие кольцевые пути окажутся заторможенными, а возбуждение выйдет на длинные, многонейронные кольцевые пути «и будет циркулировать определенное время, не выходя к эффекторным невронам, тогда получится полная картина запаздывания условной секреции» (П. С. Купалов, 1947, стр. 707).

Изучая короткое действие условного раздражителя на течение условного рефлекса, экспериментаторы встретились с фактом неодинаковой величины условного эффекта при одних и тех же коротких действиях сильного и более слабого условного раздражителя. Это явление очень четко выступило в опытах И. Р. Пророкова (1934), затем в проверочных опытах С. В. Клещева (1934), В. К. Федорова (1949а). Ими было показано, что короткое время действия сильного условного раздражителя (5—10 секунд вместо обычных 20 сек.) вызывало меньший условный эффект, нежели такое же короткое действие слабого условного раздражителя. Парадоксальная зависимость величины валового условного эффекта при коротких действиях условных раздражителей различной физической силы наблюдалась и в опытах Э. А. Асратяна (1934б, 1935).

Явление этой парадоксальной зависимости было предметом дискуссии на ряде павловских сред (Павловские среды, т. I, стр. 77; т. II, стр. 216, 218, 424, 433, 476, 491, 507, 557; т. III, стр. 29, 42, 53, 142, 181). Высказано три объяснения. Первое: при перерыве действия сильного раздражителя еще более усиливается раздражение и влечет появление запредельного торможения, в связи с чем и уменьшается условный эффект. Усиление раздражения при прекращении слабого раздражителя не доводит до предела работоспособности клеток и вызывает уве-

личение условного эффекта (объяснение Ю. М. Конорского). Второе: изменение величины условного эффекта, возможно, связано с вмешательством ориентировочной реакции на изменение продолжительности изолированного действия условного раздражителя (Н. А. Подкопаев). Третье: величина условного эффекта зависит от продолжительности действия раздражителя: поскольку он действует меньшее время, то и эффект его должен быть меньшим (С. В. Клещев). Дальнейшая специальная проверка этого вопроса привела к утверждению первого предположения, объясняющего механизм появления парадоксальной зависимости величины условного эффекта при коротком действии сильного и слабого условных раздражителей.

Позже вопрос о значении начала, продолжения и прекращения действия условных раздражителей различной физической силы исследовал В. К. Федоров (1949а), показавший, что при укороченном действии раздражителей различной физической силы, парадоксальные отношения, возникающие между сильными и слабыми рефлексам, не всегда являются результатом лишь развития запредельного торможения при прекращении действия сильного раздражителя.

Наши данные по исследованию течения запаздывающего рефлекса при различной длительности действия условных раздражителей подтвердили основной вывод П. С. Купалова и Н. Н. Павлова о том, что при запаздывающем рефлексе короткого применения раздражителя недостаточно для получения условной секреторной реакции и что для ее получения необходима определенная длительность действия раздражителя. Кроме того, наши экспериментальные данные дают основания отметить следующие очень интересные и важные частности.

1. На первое применение раздражителей с укороченным временем их действия (т. е. с прекращением их действия на фоне полной фазы торможения рефлекса) четко выступило различие между эффектом на сильный и слабый раздражители. Если на прекращение действия более слабого раздражителя (свет, касалка) наблюдалось полное (Бобр) или частичное (Букет, Моржик) воспроизведение запаздывающего рефлекса, то на применение сильного раздражителя (звонка) такой же продолжительности воспроизведения запаздывающего рефлекса не происходило.

Такое различие условного эффекта запаздывающего рефлекса на первое короткое (30-секундное) действие сильного и более слабого условного раздражителя нельзя понять, исходя из объяснения Ю. М. Конорского. Первое экстренное прекращение действия условных раздражителей вызывало у наших животных ориентировочную реакцию. Ориентировочная реакция была более сильной на прекращение действия звонка и растормаживание запаздывания, как правило, при этом не на-

ступало. Фаза возбуждения рефлекса была заторможенной, возможно в силу влияния отрицательной индукции. На преждевременное прекращение действия слабого раздражителя ориентировочная реакция была менее интенсивной, запаздывание растормаживалось и фаза возбуждения рефлекса полностью проявлялась. По мере повторений применения условных раздражителей одной и той же короткой продолжительности ориентировочная реакция угасала; различие в течении запаздывающего рефлекса уменьшалось и исчезало. Поэтому нам кажется, что наблюдаемое различие в течении запаздывающих рефлексов при первых испытаниях короткого действия сильных и слабых условных раздражителей является следствием ориентировочной реакции на экстренное укорочение времени изолированного действия раздражителей.

Хотя при повторных испытаниях короткого действия условных раздражителей отсутствовала ориентировочная реакция, все же иногда при коротком действии, особенно слабого раздражителя, фаза возбуждения рефлекса проявлялась. При этом незначительная условная секреторная реакция наступала на 6-й полуминуте, т. е. в конце следовой паузы, перед началом подачи кормушки. Чем же объяснить это появление условной реакции на 6-й полуминуте при действии условного раздражителя в течение лишь 1-ой полуминуты? Наши опыты, как и опыты П. С. Купалова и Н. Н. Павлова, подтверждают точку зрения И. П. Павлова о том, что в выработке запаздывающего рефлекса принимает участие и фактор времени. В запаздывающем рефлексе условный агент сначала действует как тормозной раздражитель, а положительным раздражителем он становится через определенное время после начала его действия. Следовательно, фаза возбуждения рефлекса обуславливается не только действием условного раздражителя, но и компонентом времени, т. е. тем изменением функционального состояния нервных клеток, которое наступает за определенное время действия раздражителя к моменту подкрепления. Возможно, что минимальное проявление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса при коротком действии условного раздражителя обусловлено компонентом времени. А так как компонент времени в сочетании со слабым условным раздражителем для течения рефлекса имеет, по-видимому, больший удельный вес, чем в сочетании с более сильным, то проявление фазы возбуждения при коротком действии слабого условного раздражителя наблюдается чаще.

Запаздывательное торможение более интенсивно при действии сильного условного раздражителя, чем при действии слабого условного раздражителя. В связи с этим, возможно, иногда наблюдаемое различие в конечном результате запаздывающего рефлекса при коротком действии раздражителей обусловлено

...фаза возбуждения рефлекса была заторможенной, возможно в силу влияния отрицательной индукции. На преждевременное прекращение действия слабого раздражителя ориентировочная реакция была менее интенсивной, запаздывание растормаживалось и фаза возбуждения рефлекса полностью проявлялась. По мере повторений применения условных раздражителей одной и той же короткой продолжительности ориентировочная реакция угасала; различие в течении запаздывающего рефлекса уменьшалось и исчезало. Поэтому нам кажется, что наблюдаемое различие в течении запаздывающих рефлексов при первых испытаниях короткого действия сильных и слабых условных раздражителей является следствием ориентировочной реакции на экстренное укорочение времени изолированного действия раздражителей.

2. Конечный... зависит также и... сильного торможения. Если до... тального развития... как правило, не... тельность действа... димой фазы возбу... жение условного... место не только... перекрывало во... ни, но и в том... шалось до моме...

Отметим так... на Бобре с ра... механического у... ствия (10—30 с... следовой паузы... ные раздражен... вали появление... дразнение прод... зало появление... реакции к нача... Данные на... торможение пр... ляется, а затем... с параллельны... проявляется в...

1. Парадокс... ного эффекта... действия их... ных рефлексов... вое применен... повторных и... 2. В случ... ное прекращ... запаздывающ... ствия условн...

различной силой тормозного процесса. Можно допустить, что при кратковременном действии условного раздражителя развивается такой интенсивности запаздывательное торможение, которое, при прекращении действия раздражителя, остается доминирующим и полностью или частично подавляет фазу возбуждения рефлекса.

2. Конечный условный эффект запаздывающего рефлекса зависит также и от того, в какой момент развития запаздывательного торможения прекращалось действие условного раздражителя. Если действие раздражителя мы прекращали на фоне полного развития торможения, то фаза возбуждения рефлекса, как правило, не проявлялась. Если же мы удлиняли продолжительность действия раздражителя до момента наступления видимой фазы возбуждения, то она при этом проявлялась. Появление условного эффекта запаздывающего рефлекса имело место не только в том случае, когда наличное раздражение перекрывало во времени начало появления секреторной реакции, но и в том случае, когда действие раздражителя прекращалось до момента ее появления.

Отметим также, что в некоторых случаях, особенно в опытах на Бобре с различной продолжительностью действия кожно-механического условного раздражителя, более короткие действия (10—30 сек.) также вызывали условную реакцию к концу следовой паузы, т. е. на 6-ой полуминуте. Более продолжительные раздражения (от 30 до 120 сек.) то вызывали, то не вызывали появления условной секреторной реакции, тогда как раздражение продолжительностью более 120 секунд всегда вызывало появление и нарастание величины условной секреторной реакции к началу присоединения подкрепления.

Данные наших опытов дают основание предположить, что торможение при запаздывании очень быстро развивается, углубляется, а затем так же быстро интенсивность его уменьшается с параллельным нарастанием процесса возбуждения, которое проявляется в видимом эффекте фазы возбуждения рефлекса.

ВЫВОДЫ

1. Парадоксальное извращение зависимости величины условного эффекта от силы условных раздражителей при коротком действии их наблюдается и в случае запаздывающих условных рефлексов. Это извращение четко выступает лишь на первом применении коротких раздражений и почти исчезает при повторных их применениях.

2. В случае угасания ориентировочной реакции на экстренное прекращение действия раздражителей конечный результат запаздывающего рефлекса зависит от продолжительности действия условного раздражителя.

3. При прекращении действия условного раздражителя в период развития запаздывательного торможения фаза возбуждения рефлекса, как правило, не проявляется.

4. При удлинении продолжительности действия условного раздражителя до момента начала условной секреторной реакции фаза возбуждения запаздывающего рефлекса проявляется почти полностью.

* * *

Убедившись в том, что ориентировочная реакция у подопытных животных на преждевременное прекращение действия условного раздражителя запаздывающего рефлекса не возникает и при этом не наступает растормаживание запаздывания, мы проводили испытания на последовательное торможение, подставляя рефлекс на М-120 в разные моменты запаздывания. Данные этих опытов приведены в XII главе.

ДИНАМИ

В отличие
ывательное
обуславлива
при действи
ию видимой
лучае тормо
ельно, тормо
та включает
элементах ре
возбуждения
ния корковых
а состояние в
чения рефлекс
времени (К.
1941), то это
свойств запаз
щее время не
запаздывании
ния на то, что
корковом пун
Э. Л. Горн
ельное тормо
наблюдал ирр
делы других
О"

ГЛАВА XII

ДИНАМИКА ЗАПАЗДЫВАТЕЛЬНОГО ТОРМОЖЕНИЯ

В отличие от других видов внутреннего торможения, запаздывательное торможение «вклинивается» в цепь процессов, обуславливающих течение условного рефлекса. Оно появляется при действии условного раздражителя и предшествует появлению видимой положительной условной реакции, т. е. в данном случае торможение появляется как фазовое явление. Следовательно, тормозной период запаздывания положительного эффекта включает время возникновения и проведения возбуждения в элементах рефлекторной дуги, время перехода из состояния возбуждения в состояние торможения, время тормозного состояния корковых клеток и время перехода из тормозного состояния в состояние возбуждения. И так как эти функциональные изменения рефлекторного аппарата происходят очень быстро во времени (К. М. Быков и М. К. Петрова, 1927; Г. В. Скипин, 1941), то это и затрудняет задачу исследования основных свойств запаздывательного торможения. Ввиду этого, в настоящее время нет достаточных данных о динамике торможения при запаздывании. В литературе имеются лишь единичные указания на то, что запаздывательное торможение, возникнув в одном корковом пункте, иррадирует по коре больших полушарий. Э. Л. Горн (1912), применив прием испытаний на последовательное торможение в разные моменты течения запаздывания, наблюдал иррадиацию торможения с одного анализатора в пределы других анализаторов.

Он справедливо отметил, что конечный эффект вторично испытываемого условного рефлекса в каждом отдельном случае зависит от результатов взаимоотношения торможения и возбуждения в запаздывающем рефлексе. Однако автор этот вопрос детально не исследовал.

По данным И. С. Беритова (1932), во время фазы запаздывания оборонительного рефлекса испытание условного раздра-

жителя совпадающего оборонительного рефлекса в отдельных случаях не дает своего эффекта. Однако Беритов считал, что конечный результат при этом «зависит от степени изменения возбудимости вообще в коре и в частности, во временных связях под влиянием иррадиации возбуждения из всех корковых элементов, возбуждаемых сочетаемыми раздражениями» (И. С. Беритов, 1932, стр. 325). Но такое толкование наблюдаемого явления не только не уясняет, а еще более затрудняет его понимание.

Методика

Опыты проведены на трех собаках (Бобр, Букет, Можик), у которых длительное время практиковались пищевые условные запаздывающие рефлексы на звуковой (Зв.), световой (Св.) и кожно-механический (K_{12}) раздражители и отставленные на 30 секунд: на стук метронома 120 ударов в минуту — положительный и на стук метронома 60 ударов — тормозной.

Чтобы проследить иррадиацию и силу торможения при запаздывании в различные моменты его развития, мы применили прием испытаний на последовательное торможение. При этом применение условного раздражителя запаздывающего рефлекса прекращали спустя 2, 5, 10, 20, 30, 60, 90, 120 и 150 секунд от начала его действия и сразу же вызывали отставленный на 30 сек. рефлекс на М-120, действие которого подкрепляли как и в обычных опытах. Большинство вариантов испытаний на последовательное торможение применены не менее трех раз. Всего проведено более 60 испытаний на каждой подопытной собаке.

В целях контроля за течением тормозной фазы запаздывающего рефлекса после прекращения раздражителя мы время от времени проводили опыты с укороченным действием раздражителя, т. е. действие раздражителя прекращали в различные моменты течения запаздывания и наблюдали течение запаздывающего рефлекса в период следовой паузы до подкрепления. Испытание на последовательное торможение проводили, как правило, только на фоне «фазы нулей» запаздывающего рефлекса.

Результаты опытов

При изложении данных по растормаживанию запаздывания под влиянием посторонних раздражителей мы обратили внимание на различный ход растормаживания, указали, что форма кривой условной секреции при растормаживании зависит от времени присоединения действия растормаживающего агента к действию условного раздражителя запаздывающего рефлекса. Мы также подчеркнули, что неодинаковый ход растормаживания, по-видимому, является следствием взаимодействия внеш-

его возбужде
процесса, лежа
интенсивности
моменты его те
тормаживанию
ния. Уже эти
наряду с торм
замаскированн
ных процессов
вания, т. е. вн
ной» фазы зап
Мы предпо

тельное тормо
ния нам уда
внутреннего то
ставлены на та
ставлены данн
М-120, подвод
различной дл
шего рефлекса

Изменение ла
различной длите

Время изолирова
ного действия
условного разд
до применения
М-120 (в сек.)

1	
Бобр. Велич	
Звонок	2
	5
	30
	60
	90
	120
	150
Свет (Л-75 в	30
	60
	90
	120
	150
Касалка (K_{12}	5
	10
	30
	60
	90
	120
	150

него возбуждения и различной интенсивности тормозного процесса, лежащего в основе запаздывания. О различной интенсивности торможения при запаздывании в различные моменты его течения говорят также наши данные по его тормаживанию под влиянием дифференцировочного торможения. Уже эти данные дают основание предполагать, что если, наряду с тормозным процессом, имеет место в какой-то степени замаскированное возбуждение, то соотношение этих двух нервных процессов неодинаково на протяжении времени запаздывания, т. е. внутренняя сущность тормозных нулей «недействительной» фазы запаздывающего рефлекса неодинакова.

Мы предполагали, что приемом испытаний на последовательное торможение в различные моменты течения запаздывания нам удастся уловить динамику интенсивности этого вида внутреннего торможения. Результаты этих испытаний представлены на таблицах (2-й, 4-й и 25-й). На таблице 24-й представлены данные первых испытаний условного раздражителя — М-120, подводимого под последовательное торможение после различной длительности действия раздражителя запаздывающего рефлекса.

Т а б л и ц а 24

Изменение латентного периода и величины рефлекса на М-120 после различной длительности действия раздражителя запаздывающего рефлекса

Время изолированного действия условного раздр. до применения М-120 (в сек.)	Величина условного рефлекса в каплях слюны за каждые 30 сек.	Латентный период условного рефлекса на М-120 (в сек.)	Величина условного рефлекса на М-120 в каплях слюны
1	2	3	4
Бобр. Величина условного рефлекса на М-120 = 6 — 8 капель слюны.			
Звонок			
2	—	10	5
5	—	18	4
30	0	18	3
60	0 0	8	7
90	0 0 0	5	15
120	0 0 0 1	3	20
150	0 0 0 0 2	3	17
Свет (Л-75 в)			
30	0	18	5
60	0 0	6	6
90	0 0 0	5	11
120	0 0 0 0	6	18
150	0 0 0 0 1	3	14
Касалка (K ₁₂)			
5	—	22	2
10	—	26	2
30	0	25	3
60	0 0	11	4
90	0 0 0	11	8
120	0 0 0 0	5	12
150	0 0 0 0 0	3	14

1	2	3	4
---	---	---	---

Моржик. Величина условного рефлекса на М-120 = 4—5 капель.

Звонок					18	2
2	—				—	0
10	—				—	0
30	0				12	3
60	0 0				11	5
90	0 0 0				5	10
120	0 0 0 0					
Свет (Л-75 в)					20	4
5	—				20	2
10	—				16	4
20	—				17	3
30	0				10	5
60	0 0				4	9
90	0 0 0				5	8
120	0 0 0 0					
Касалка (K ₁₂)					20	3
5	—				19	2
10	—				13	2
30	0				13	4
60	0 0				7	7
90	0 0 0				4	11
120	0 0 0 0					

Букет. Величина условного рефлекса на М-120 = 5—7 капель

Звонок					10	3
10	—				10	4
30	0				10	5
60	0 0				8	7
90	0 0 0				5	8
120	0 0 0 0					
Свет (Л-75 в)					5	8
2	—				15	5
5	—				10	6
10	—				11	3
30	0				6	7
60	0 0				7	7
90	0 0 0				5	8
120	0 0 0 0					
Касалка (K ₁₂)					10	4
30	0				9	4
60	0 0				4	7
90	0 0 0				4	8
120	0 0 0 0				5	8
150	0 0 0 0 0					

На таблице 25-й представлены среднеарифметические величины условного рефлекса на М-120 при всех его испытаниях на последовательное торможение в различные моменты течения запаздывающего рефлекса.

Процент условных
действий 1)
раздра

Бобр 1)
2)
3)
Моржик 1)
2)
3)
Букет 1)
2)
3)

Прим
по отношен
обычном ме

Из представ
запаздыватель
по сравнению
сательного и
лены тем, что
временное фа
дом их в сост
того же раздр
быстро сменя
временность э
одном анализа
и в большей
ный процесс в
Степень по
тенсивности
территориальн
развиваются
нервной систе
Так, у Боб
испытании ег
света — 32%,
56%, 25%, 10
можен рефле
30-секундного
25%; соответс
та — 24%, 8%
Таким об
интенсивно в

Т а б л и ц а 25

Процент условного эффекта на М-120 после различной длительности действия 1) звукового, 2) светового и 3) кожно-механического раздражителей запаздывающего условного рефлекса
 Действие М-120 испытывается через

		2 сек.	5 сек.	10 сек.	20 сек.	30 сек.	60 сек.	90 сек.	120 сек.	150 сек.
Бобр	1)	71	67	64	53	55	112	173	307	283
	2)	—	70	66	—	61	137	140	225	200
	3)	86	77	77	76	75	102	180	156	240
Моржик	1)	64	64	44	0	0	95	170	250	—
	2)	100	97	75	75	75	133	177	200	300
	3)	96	87	90	—	81	121	184	220	—
Букет	1)	97	—	75	—	86	119	127	166	200
	2)	100	96	100	—	92	142	142	200	133
	3)	105	—	100	—	91	89	166	200	145

Примечание: процент условного эффекта на М-120 вычислен по отношению к величине рефлекса на М-120 при его применении на обычном месте и системе раздражителей.

Из представленных таблиц видно, что распространение запаздывательного торможения имеет некоторые особенности по сравнению с распространением дифференцировочного, угасательного и условного торможения. Эти особенности обусловлены тем, что торможение при запаздывании представляет собой временное фазовое состояние корковых клеток перед переходом их в состояние возбуждения под влиянием одного и того же раздражителя, т. е. что торможение при запаздывании быстро сменяется процессом возбуждения. Несмотря на кратковременность этого вида внутреннего торможения, возникнув в одном анализаторе, оно распространяется в другие анализаторы и в большей или меньшей степени затормаживает там наличный процесс возбуждения.

Степень последовательного торможения зависит: 1) от интенсивности развития запаздывательного торможения; 2) от территориального расположения корковых пунктов, у которых развиваются противоположные нервные процессы; 3) от типа нервной системы подопытных животных.

Так, у Бобра рефлекс на М-120 был заторможенным при испытании его после 10-секундного действия звонка на 36%, света — 32%, касалки — 23%; соответственно у Моржика — 56%, 25%, 10%; у Букета — 25%, 0%, 0%. У Бобра был заторможен рефлекс на М-120 при испытании его сразу же после 30-секундного действия звонка на 45%, света — 39%, касалки — 25%; соответственно у Моржика — 100%, 25%, 19%; у Букета — 24%, 8%, 9%.

Таким образом, последовательное торможение наиболее интенсивно в одноименном анализаторе, т. е. в звуковом, а в

более отдаленных — световом и кожном анализаторе — менее интенсивно.

В одних и тех же условиях опыта у Букета (см. табл. 25—30) интенсивность последовательного торможения была меньше, чем у Моржика и Бобра. Это обусловлено тем, что у Букета преобладал процесс возбуждения над процессом торможения и в силу неуравновешенности нервных процессов соотношение фаз запаздывающего рефлекса часто нарушалось в сторону растормаживания запаздывания. При этом часто последовательно наблюдалось не торможение, а усиление вторично испытываемого рефлекса (суммация возбуждения).

Из приведенных данных наших опытов по испытанию рефлекса на М-120 в разные моменты развития запаздывания видно, что интенсивность запаздывательного торможения неодинакова во время его возникновения и течения. После кратковременного действия условного раздражителя запаздывающего рефлекса интенсивность тормозного процесса, развивающегося при этом, незначительна, что выражалось в незначительном последовательном торможении эффекта испытываемого условного рефлекса.

Испытывая рефлекс на М-120 после 2—5-секундного действия условных раздражителей запаздывающего рефлекса, мы наблюдали незначительное торможение его эффекта, а в некоторых случаях величина его не изменялась, однако латентный период испытываемого рефлекса значительно увеличивался. Следовательно, запаздывательное торможение очень быстро развивается и при удлинении времени действия раздражителя усиливается. Наиболее интенсивное последовательное торможение мы наблюдали после 30-секундного действия условного раздражителя запаздывающего рефлекса. При испытаниях рефлекса на М-120 сразу же после 60-секундного действия условного раздражителя запаздывающего рефлекса, т. е. на фоне нулевой фазы торможения, последовательно наблюдалось не торможение, а незначительное усиление эффекта и резкое уменьшение латентного периода испытываемого рефлекса. Это усиление условного эффекта и уменьшение латентного периода еще более возрастает при испытании рефлекса после 90, 120 и 150-секундного действия раздражителя запаздывающего рефлекса (см. табл. 25).

Так как у наших подопытных животных при течении запаздывающих рефлексов обычно положительная условно-рефлекторная реакция появлялась в конце 4-й или в начале 5-й полуминуты изолированного действия раздражителя, то естественно полагать, что усиление условного рефлекса при его испытании на 5 или 6-й полуминуте, т. е. после 120—150-секундного действия раздражителя запаздывающего рефлекса, является следствием иррадиации возбуждения и его суммации.

более поздней
запаздываю
действия его
XI этой
120—150-секунд
почти полного
При 60—90
запаздывающего
полностью и пол
являлся на 5—6-й
условного подк
испытании реф
е. после 60—90-с
запаздывающего рефлекса,
секунд и всегда в 6
раздражителя) посл
ного эффекта и резк
запаздывающего рефлекса (с
ного эффекта и у
результатом сумм
запаздывающего ре
действия раздражит
Как показываю
видимой фазы возб
дествует фаза скры
ности которого со в
является в видим
эффекте запаздыва
Таким образом,
возникновения и уг
слабления, период
буждения и период
тельно, запаздываю
ную динамическую
ных нервных проц
состояние нервного
тормозную реакцию.

1. Запаздыватель
заторме, быстро рас
большей или меньш
возбуждения.
2. Испытания на
моменты развития з
торможения неодина
дывания.

Этот вывод подтверждается нашими данными по изучению течения запаздывающего рефлекса при различной длительности действия его раздражителя.

В главе XI этой работы приведены данные, показывающие, что 120—150-секундного действия раздражителя достаточно для почти полного воспроизведения фазы возбуждения рефлекса. При 60—90-секундном действии раздражителя фаза возбуждения запаздывающего рефлекса воспроизводилась не полностью и положительный условнорефлекторный эффект появлялся на 5—6-й полуминуте, т. е. ближе к началу действия безусловного подкрепления. Однако (как мы подчеркивали) при испытании рефлекса на М-120 на 3-й или 4-й полуминуте, т. е. после 60—90-секундного действия раздражителя запаздывающего рефлекса, часто (правда в меньшей степени после 60 секунд и всегда в большей степени после 90 секунд действия раздражителя) последовательно наблюдалось усиление условного эффекта и резкое уменьшение латентного периода испытываемого рефлекса (см. таблицы 24 и 25). Это усиление условного эффекта и уменьшение латентного периода является результатом суммации скрытого, латентного возбуждения запаздывающего рефлекса с возбуждением, возникающим при действии раздражителя испытываемого рефлекса.

Как показывают вышеприведенные данные, появлению видимой фазы возбуждения запаздывающего рефлекса предшествует фаза скрытого, латентного возбуждения, интенсивность которого со временем нарастает и в конце концов проявляется в видимом положительном условнорефлекторном эффекте запаздывающего рефлекса.

Таким образом, запаздывающий рефлекс включает: период возникновения и углубления процесса торможения, период его ослабления, период скрытого (латентного) нарастающего возбуждения и период видимого условного эффекта. Следовательно, запаздывающий рефлекс представляет довольно сложную динамическую систему взаимосвязанных противоположных нервных процессов, характеризующую функциональное состояние нервного аппарата, осуществляющего данную рефлекторную реакцию.

ВЫВОДЫ

1. Запаздывательное торможение, возникнув в одном анализаторе, быстро распространяется в другие анализаторы и в большей или меньшей степени тормозит там наличный процесс возбуждения.

2. Испытания на последовательное торможение в различные моменты развития запаздывания показали, что интенсивность торможения неодинакова на протяжении всего периода запаздывания.

3. После кратковременного действия раздражителя (2—10 секунд) запаздывающего рефлекса последовательное торможение менее интенсивно, чем после удлинения действия раздражителя до 30 секунд.

4. После 30-секундного действия раздражителя запаздывающего рефлекса последовательное торможение наиболее интенсивно.

5. После 60—90 секунд действия раздражителя запаздывающего рефлекса, а именно в период до появления видимой фазы возбуждения, в результате суммации скрытого (латентного) возбуждения с наличным возбуждением, возникающим при действии раздражителя испытываемого рефлекса, последовательно наблюдается усиление его условного эффекта и уменьшение латентного периода.

6. После 120—150 секунд действия раздражителя, т. е. с появлением видимой фазы возбуждения запаздывающего рефлекса, последовательно, в силу иррадиации и суммации возбуждения, имеет место резкое усиление условного эффекта испытываемого рефлекса.

7. В одних и тех же условиях опыта интенсивность последовательного торможения зависит не только от прочности запаздывания, характерного для типа подопытного животного, но и от пространственных отношений корковых пунктов, к которым адресуются условные раздражители.

8. Торможение, определяющее запаздывание условной положительной реакции, быстро развивается, углубляется, а затем его интенсивность уменьшается и торможение превращается в свою противоположность — в процесс скрытого возбуждения. Возбуждение же со временем нарастает и проявляется в виде условнорефлекторного эффекта — фазы возбуждения рефлекса.

Наши экспериментальные исследования подтверждают и развивают динамику образования типа нервной системы.

В отличие от запаздывающих условных раздражителей, при которых условные рефлексы у собак мы применили в лаборатории И. В. Павлова, начали их выработку с начала при отставании.

Опыты показали, что с помощью нервной системы рефлексы на систематическое закрепление на три секунды быстро, становясь малым тоном, вырабатываются, так же как и у собак слабого типа раздражающей системы, минуты выработки значительном отсроченного типа, если неупроченных рефлексов времени изолированного удлинения действия условных рефлексов запаздывающих (Рябко, Фок). У

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши экспериментальные данные, полученные методом условных слюнных пищевых рефлексов на семи собаках, подтверждают и развивают дальше представление о зависимости динамики образования запаздывающих условных рефлексов от типа нервной системы подопытных животных.

В отличие от других исследователей мы образовывали запаздывающие условные пищевые рефлексы на систему раздражителей, причем у животных, у которых ранее какие-либо условные рефлексы не вырабатывались. Для выработки рефлексов мы применили трудный и еще недостаточно исследованный в лаборатории И. П. Павлова (см. стр. 22) прием, а именно: начали их выработку у части подопытных животных с самого начала при отставлении подкрепления на три минуты.

Опыты показали, что у собак сильного типа с хорошей подвижностью нервных процессов запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей сразу при отставлении подкрепления на три минуты вырабатываются сравнительно легко и быстро, становятся прочными при условии поддержания оптимального тонуса коры полушарий головного мозга как во время выработки, так и во время их дальнейшего применения. У собак слабого типа запаздывающие условные рефлексы на систему раздражителей при отставлении подкрепления на три минуты выработать не удалось. Однако условные рефлексы при значительном отставлении подкрепления образуются и у собак слабого типа, если их вырабатывать из короткоотставленных неупроченных рефлексов способом постепенного удлинения времени изолированного действия раздражителей. Постепенное удлинение (ежедневно на 5 сек.) времени изолированного действия условных раздражителей до 1—1,5 минуты и тренировки рефлексов при этом отставлении привели к образованию запаздывающих условных рефлексов у собак слабого типа (Рябко, Фок). Удлинение времени действия условных раздра-

жителей до трех минут вызвало развитие гипнотического состояния, а затем сна и исчезновения условных рефлексов. Отставление на одну-полторы минуты было пределом развития запаздывания для корковых клеток головного мозга у собак слабого типа. У собак слабого типа запаздывающие условные рефлексы были менее устойчивы, чем у собак сильного типа.

Многие авторы, исследовавшие запаздывающие условные рефлексы, указывают на трудность их выработки в системе короткоотставленных рефлексов. Это подтверждается нашими опытами на Барсе — собаке сильного типа с преобладанием возбуждения, — у которого нам не удалось выработать запаздывающий рефлекс сразу при отставлении подкрепления на три минуты в сохраняемой системе упроченных отставленных на 30 секунд рефлексов. Прежняя длительная тренировка отставленных на 30 сек. рефлексов и их сохранение создают в коре больших полушарий условия для перевеса процесса возбуждения, затрудняющего развитие запаздывательного торможения. Этим самым еще раз подтверждено высказанное И. П. Павловым положение: «...если кому надо будет запаздывающие рефлексы, то их выгоднее всегда образовывать у новых собак без выработанного шаблона на 20—30-секундное отставление» (Павловские среды, т. 1, стр. 129, 1949).

Особенность и скорость образования запаздывающих рефлексов при выработке их на систему условных раздражителей сразу с отставлением подкрепления на три минуты у подопытных собак сильного типа были неодинаковы.

У одних собак (Скиф, Бобр) в первые опытные дни слюноотделение наблюдалось на протяжении всего времени отставления, а затем, в меру проведения опытов, постепенно развивалось запаздывание слюноотделительной реакции.

У других — в первые опытные дни слюноотделение отсутствовало в течение времени отставления. Через несколько опытных дней условное слюноотделение появилось к моменту подкрепления. По мере проведения опытов величина условной реакции возрастала, период запаздывания то укорачивался, то удлинялся и после длительной практики трехминутного отставления время запаздывания стало более или менее постоянным, т. е. также произошло размежевание во времени между фазой торможения и фазой возбуждения запаздывающего рефлекса.

Таким образом, установление соотношения торможения и возбуждения во времени при запаздывающем рефлексе, определяющем приспособление организма к изменениям условий внешней среды, у одних животных достигнуто развитием торможения и ограничением возбуждения, у других — развитием возбуждения и ограничением торможения.

При выработке запаздывающих условных рефлексов появ-

ление секреторного и двигательного компонентов рефлекса и их запаздывание у подопытных животных происходило с неодинаковой скоростью. У Скифа (сильный подвижный тип с небольшим преобладанием возбуждения) почти одновременно возник секреторный и двигательный компоненты условного рефлекса; запаздывание двигательного компонента произошло позже и медленнее, чем запаздывание секреторного компонента. Началу видимой секреторной условной реакции всегда предшествовала двигательно-пищевая реакция (поворот головы к кормушке, заглядывание в кормушку, жевательные движения и т. д.).

У Моржика (сангвиник) раньше появилась условно-двигательная реакция на условный раздражитель и на кормушку. Двигательно-пищевая реакция была очень интенсивной и в первые опытные дни тормозила секреторный компонент (отрицательная индукция на пищевой слюноотделительный центр) рефлекса. Запаздывание двигательного компонента рефлекса долго было несовершенным и упрочилось с трудом. Началу секреторной реакции всегда предшествовала двигательно-пищевая реакция.

У Букета (холерик) и Бобра (сильный подвижный тип с небольшим преобладанием процесса возбуждения) двигательный и секреторный компоненты условного запаздывающего рефлекса появились почти одновременно. Запаздывание как секреторного, так и двигательного компонентов рефлекса развивалось почти с одинаковой скоростью. У Букета запаздывание двигательного компонента было несовершенным. У Бобра, в связи с развитием гипнотического состояния в начальный момент действия раздражителя, фаза возбуждения рефлекса иногда появлялась вначале лишь в виде секреторной реакции, а затем к ней присоединялась и двигательная реакция, т. е. наблюдалось кратковременное разъединение секреторного и двигательного компонентов.

Как известно, И. П. Павлов считал образование запаздывающего рефлекса в системе отставленных на 20—30 секунд рефлексов показателем подвижности и уравновешенности нервных процессов. Приведенные нами данные дают основание полагать, что особенности образования запаздывающих условных рефлексов на систему условных раздражителей при отставлении подкрепления сразу на три минуты у животных, у которых ранее не вырабатывались в лаборатории какие-либо условные рефлексы, не маскируются «наслоениями» других временных связей и поэтому могут быть основным показателем характеристики типа нервной системы. Динамика образования запаздывающих условных рефлексов на систему раздражителей, быстрота и совершенство развития запаздывания (секреторного и двигательного компонентов рефлекса) и его

уравновешивание с процессом возбуждения являются показателем не только подвижности и уравновешенности, но и силы нервных процессов, характеризующих типологические особенности подопытных животных. Способ выработки запаздывающих рефлексов на систему раздражителей сразу при отставлении подкрепления на три минуты может быть рекомендован как один из основных приемов для определения типа нервной системы собак.

Наши данные уясняют вопрос о зависимости образования запаздывающих рефлексов от физической силы условных раздражителей.

На основании данных В. В. Яковлевой и Д. И. Соловейчика (см. стр. 14—15) было принято считать, что запаздывающие рефлексy вырабатываются быстрее на слабые условные раздражители, что сила запаздывательного торможения находится в обратной зависимости от силы условных раздражителей. В. К. Федоров (1949), наоборот, высказал мысль о независимости скорости образования запаздывающих рефлексов от силы условных раздражителей.

Наши данные, приведенные в VIII-й главе, дают полное основание сделать вывод, что скорость образования запаздывающих рефлексов не зависит от физической силы условных раздражителей. На сильные и слабые раздражители примерно с одинаковой скоростью вырабатываются запаздывающие условные рефлексy, однако, период запаздывания на слабый условный раздражитель развивается с большей длительностью, чем на сильный. Условный положительный эффект появляется на более сильный условный раздражитель раньше, чем на слабый. При одних и тех же условиях выработки и тренировки запаздывающие условные рефлексy на сильные условные раздражители более прочны, чем на слабые.

Прочные запаздывающие условные рефлексy сохраняются и протекают нормально лишь при оптимальной возбудимости пищевого центра. Повышение пищевой возбудимости вызывает растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения рефлекса; снижение — усиление запаздывания, появление гипнотизации и исчезновение рефлексов.

Мы впервые установили, что прочные запаздывающие условные рефлексy на систему раздражителей фиксируются в коре головного мозга, долго сохраняются и воспроизводятся в первом же опыте после длительных перерывов в их тренировке. При этом типичные запаздывающие условные рефлексy после длительных перерывов воспроизводятся лишь при условии наличия всех компонентов обстановки, в которой они были вырабатаны и длительное время практиковались. В условиях звуко- непроницаемой камеры, при изоляции животного от посторонних раздражителей и от экспериментатора и при предъяв-

нии коре головного мозга задачи развить тормозной процесс в пространственно разных пунктах — создают благоприятные условия для иррадиации и суммации запаздывательного торможения. В силу этих обстоятельств неизбежно развивается сонливость и сон у подопытных собак. Развитие гипнотического состояния и сна у животных при упомянутых условиях является помехой в восстановлении типичных запаздывающих рефлексов, а восстановленных — в длительном их сохранении.

Наши данные еще раз подтверждают установленное многими авторами положение о том, что при неизменности свойств условного раздражителя результат его действия определяется функциональным состоянием коры головного мозга.

Из наших опытов видно, что в условиях звуконепропускаемой камеры (т. е. при исключении многих факторов, при которых вырабатывались и практиковались запаздывающие рефлексy) тонус коры головного мозга резко снижается, развивается гипнотическое состояние, ведущее к извращению запаздывающих рефлексов и к их исчезновению.

Факторы окружающей обстановки, при которых вырабатывались и долгое время практиковались запаздывающие рефлексy на систему раздражителей, по-видимому, вступают во временную связь с корковым представительством безусловного пищевого центра, и только при их наличии создается оптимальная возбудимость коры головного мозга, обуславливающая быстрое восстановление, сохранение и нормальное течение запаздывающих рефлексов после длительных перерывов в их тренировке.

Не менее важны и интересны наши данные, полученные при изучении влияния посторонних раздражителей на течение запаздывающих условных рефлексов. Прием растормаживания под влиянием посторонних раздражителей дал возможность не только изучить особенности нарушения течения рефлексов, но и вскрыть динамику запаздывательного торможения. В IX главе работы приведены результаты опытов по изучению влияния некоторых посторонних экстероцептивных раздражителей различной силы и длительности на течение запаздывающих рефлексов. Применение сильных посторонних раздражителей (звука — 85 дб, света — Л. — 300 в), а также и более слабых (звука — 43—60 дб), но вызывающих ориентировочную реакцию, в сочетании с условными раздражителями во всех случаях полтора минут их изолированного действия во всех случаях и у всех наших подопытных собак вызывало торможение фазы возбуждения запаздывающего рефлексa. Степень торможения зависела как от интенсивности и особенностей ориентировочной реакции, возникавшей на применение комбинированного раздражителя, так и от пространственного расположения корковых пунктов, к которым адресовались примененные

в данной комбинации раздражители. Механизм торможения запаздывающего рефлекса в упомянутом случае являлся результатом действия отрицательной индукции с возбужденного центра ориентировочного рефлекса.

Но кроме торможения фазы возбуждения, в наших опытах по испытанию посторонних раздражителей в комбинации с условными очень четко выступило явление растормаживания запаздывания и усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса. Усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса под влиянием посторонних раздражителей наблюдалось и в опытах И. В. Завадского, В. В. Рикмана, Е. Ф. Ларина, А. М. Павловой (см. гл. IX).

И. В. Завадский лишь отметил, что посторонние раздражители оказывают на фазу возбуждения различные влияния, «не поддающиеся точному учету». Е. Ф. Ларин считал усиление эффекта результатом растормаживания торможения, сопутствующего II период «деятельной» фазы рефлекса. И. П. Павлов, на основании неопубликованных опытов В. В. Рикмана, считал усиление фазы возбуждения при действии слабых внешних раздражителей следствием суммации возбуждения. Данные наших опытов подтверждают и экспериментально обогащают точку зрения И. П. Павлова.

Приведенные экспериментальные данные наших опытов (см. гл. IX) по испытанию влияния посторонних раздражителей на течение запаздывающих рефлексов показывают, что растормаживание запаздывания и усиление фазы возбуждения возникали при испытании комбинированных раздражителей, которые не вызывали сильной и длительной ориентировочной реакции. Указанное нарушение течения запаздывающих рефлексов чаще возникало при испытании совместного действия раздражителей ■ течение трех минут или ■ течение первых полутора минут от начала изолированного действия условного раздражителя. Степень растормаживания запаздывания ■ усиления рефлекса у наших подопытных собак была неодинакова. Особенно рельефно эти изменения проявились у Бобра, а затем у Букета. Эффекты растормаживания тормозной фазы и усиление фазы возбуждения зависели от силовых соотношений нервных процессов, которые возникали ■ различных корковых пунктах при применении той или иной комбинации раздражителей. Растормаживание фазы торможения и усиление фазы возбуждения запаздывающего рефлекса обусловлено иррадиацией и суммацией возбуждения. Возбуждение, возникнувшее при действии постороннего раздражителя, иррадирует по коре больших полушарий и, суммируясь с существующим латентным возбуждением первой тормозной фазы рефлекса, растормаживает ее, а суммируясь с явным возбуждением второй фазы рефлекса, вызывает ее усиление.

Высказанно
находится в по
зова о природ
флекса. И. П.
дывающего ре
буждения, что
руется», «заст
растормажива
(И. П. Павлов)
При испытан
вых полутора
ного раздражи
сразу, а спуст
ствия комбин
лишь в больш
паздывания и
ждения запаз
период, предш
ния запаздыв
неустойчивым
этом, как пра
ния нарастала
имело место н
к моменту по
слюноотделени
действии слаб
агентов как в
условными ра
что причиной
секреции не м
Возможно, что
условной секр
«конфликта»
посторонним
в случаях при
жителей), что
лением запре
лов на основа
В тех случ
момента дейст
ность слюноот
изолированног
случаях интен
в других — сн
снова нараста
ности секреци
полуминуте ре

Высказанное нами понимание механизма растормаживания находится в полном соответствии с представлением И. П. Павлова о природе «недеятельной» фазы запаздывающего рефлекса. И. П. Павлов считал, что «недеятельная» фаза запаздывающего рефлекса представляет собой фазу скрытого возбуждения, что возбуждение при этом только временно «маскируется», «заслоняется», «задерживается», тормозится, а при растормаживании «условный рефлекс выступает целиком» (И. П. Павлов, 1951, т. IV, стр. 104—105).

При испытаниях посторонних раздражителей в течение первых полутора минут от начала изолированного действия условного раздражителя растормаживание часто появлялось не сразу, а спустя некоторое время от момента совместного действия комбинируемых раздражителей. При этом возникало лишь в большей или меньшей степени укорочение периода запаздывания и соответственно удлинение времени фазы возбуждения запаздывающего условного рефлекса. Следовательно, период, предшествующий появлению видимой фазы возбуждения запаздывающего условного рефлекса, является наиболее неустойчивым и легко поддающимся растормаживанию. При этом, как правило, интенсивность появившегося слюноотделения нарастала к моменту подкрепления. В некоторых случаях имело место небольшое снижение величины условной секреции к моменту подкрепления. Снижение интенсивности условного слюноотделения к моменту подкрепления наблюдалось как при действии слабых, так и более сильных растормаживающих агентов как в сочетании с сильными, так и более слабыми условными раздражителями. Это дает основание предполагать, что причиной наблюдаемого снижения интенсивности условной секреции не может быть влияние отрицательной индукции. Возможно, что в упомянутых условиях снижение интенсивности условной секреции к концу отставления является результатом «конфликта» двух возбуждений — наличного и вызванного посторонним раздражителем. Не исключено также (особенно в случаях применения комбинации из более сильных раздражителей), что данное снижение секреции обусловлено и появлением запредельного торможения, как полагал И. П. Павлов на основании опытов И. В. Завадского и В. В. Рикмана.

В тех случаях, когда растормаживание возникало с первого момента действия комбинируемых раздражителей, интенсивность слюноотделения была неодинаковой в течение времени изолированного действия условного раздражителя. В одних случаях интенсивность слюноотделения равномерно нарастала, в других — снижалась в течение короткого времени, а затем снова нарастала к моменту подкрепления. Снижение интенсивности секреции, наблюдавшееся главным образом на второй полуминуте рефлекса, особенно четко выступало при кратко-

временном применении растормаживающего агента в начале первой полуминуты действия условного раздражителя. Присоединяя растормаживающий агент на короткое время к действию условного раздражителя в начале второй и особенно третьей полуминуты, интенсивность слюноотделения при растормаживании, как правило, не уменьшалась, а усиливалась к моменту подкрепления. Такое изменение интенсивности слюноотделения при растормаживании обусловлено, с одной стороны, угашением внешнего возбуждения с течением времени, а с другой — различной силой торможения в разные моменты периода запаздывания. Следовательно, эффект растормаживания запаздывания зависит не только от силы постороннего раздражителя, но и от силы и особенности динамического взаимоотношения торможения и возбуждения, определяющих динамику запаздывающего рефлекса.

Растормаживание запаздывания возникает не только под влиянием внешних посторонних раздражителей, оно может возникнуть и под влиянием других видов коркового торможения.

В III главе работы мы изложили литературные данные, касающиеся изучения растормаживания при одновременном и последовательном взаимодействии разных видов внутреннего торможения. Случаи растормаживания (см. литерат. обзор) при взаимодействии разных видов внутреннего торможения до последнего времени не получили удовлетворительного объяснения. Наши данные вносят определенную ясность в понимание механизма иногда наблюдаемого растормаживания при одновременном взаимодействии запаздывательного торможения с угасательным или с дифференцировочным торможением.

При одновременном развитии запаздывательного торможения в пространственно различных корковых пунктах больших полушарий у одних животных четко выступает явление суммации, у других, у которых применение необычного сочетания условных раздражителей двух запаздывающих рефлексов во время их тормозных фаз сопровождается ориентировочной реакцией, — растормаживание.

Острое прерывистое угашение запаздывающего рефлекса приводит к очень быстрому развитию угасания в результате суммации угасательного и запаздывательного торможений. При этом быстрому развитию тормозного процесса иногда предшествует непродолжительное растормаживание запаздывания. Обычно растормаживание запаздывания наблюдается на втором, а иногда и на третьем применении раздражителя без подкрепления. Однократное неподкрепление применения одного условного раздражителя вызывает также растормаживание запаздывающего рефлекса на другой, следующий в опыте условный раздражитель. Растормаживание запаздывания при

ташении запа
животных с по
мое расторма
наших подог
мации налично
функциональн
отмене подкр
действия усло
условного раз
пательной инд
возбуждение
ния следового
дующее его ра
торную реакц

При однов
дифференциро
тормаживани
нение диффер
луминуты, в с
щего рефлекс
ния, в други
количество
временном п
дражителей
нуты запазд
ния и его су
значительно

Суммиро
сов и дифф
тормаживан
буждения за
вивается со
действии. Н
при одновре
интенсивнос
можений во
перенапряж

Наши о
ние о сумм
вание, воз
вательном
может быт
лично торм
связи с вре
щих видов

угашении запаздывающего условного рефлекса возникает у животных с повышенной пищевой возбудимостью. Наблюдаемое растормаживание при угашении запаздывающих рефлексов у наших подопытных животных мы считаем результатом суммации наличного и следового возбуждения в пищевом центре. Функциональное состояние коркового пищевого центра при отмене подкрепления будет иным, чем в случаях подкрепления действия условного раздражителя. При отмене подкрепления условного раздражителя, в связи с отсутствием влияния отрицательной индукции с подкорки на корковый пищевой центр, возбуждение последнего будет продолжаться. На фоне наличия следового возбуждения в корковом пищевом центре последующее его раздражение вызывает повышенную условнорефлекторную реакцию, ведущую к растормаживанию запаздывания.

При одновременном возникновении запаздывательного и дифференцировочного торможений также иногда возникает растормаживание и нарушение запаздывающего рефлекса. Применение дифференцировочного агента в течение 1-й, 2-й или 3-й полуминуты, в сочетании с условным раздражителем запаздывающего рефлекса, в одних случаях вызывает суммацию торможения, в других — растормаживание (см. гл. X). Наибольшее количество случаев растормаживания наблюдается при одновременном применении дифференцировочного и условного раздражителей запаздывающего рефлекса в течение 2-й полуминуты запаздывания. Усиление дифференцировочного торможения и его суммирование с торможением при запаздывании значительно чаще вызывает растормаживание.

Суммирование тормозных фаз двух запаздывающих рефлексов и дифференцировочного торможения вызывает волну растормаживания с последующим полным торможением фазы возбуждения запаздывающего рефлекса. При этом неизбежно развивается сонливость собак с гипнотическими фазами в последствии. На основании этих фактов мы сделали вывод, что при одновременном возникновении и развитии определенной интенсивности дифференцировочного и запаздывательного торможений возникающее растормаживание является результатом перенапряжения торможения в силу его суммации.

Наши опытные данные подтверждают павловское положение о суммации однородных нервных процессов. Растормаживание, возникающее иногда при одновременном или последовательном взаимодействии видов внутреннего торможения, может быть следствием индуктивных отношений между различными тормозимыми пунктами коры больших полушарий в связи с временными и силовыми отношениями взаимодействующих видов внутреннего торможения. перенапряжения тормоз-

ного процесса в силу его суммации и индивидуальных особенностей подопытных животных.

На основании наших данных и данных, полученных в лаборатории Ф. П. Майорова (последние годы), мы считаем вопрос о растормаживании при одновременном или последовательном взаимодействии разных видов внутреннего торможения, привлекавший внимание исследователей на протяжении многих лет, достаточно экспериментально разработанным и освещенным.

Небезынтересны наши данные об особенностях протекания запаздывающих рефлексов при различной длительности действия условных раздражителей. Вопрос о значении длительности действия раздражителей для течения условного рефлекса был предметом исследования многих авторов (см. гл. IV, XI). Установлено, что величина отставленного на 20—30 секунд условного рефлекса зависит как от первоначального возбуждающего действия условного раздражителя, так и от длительности его действия, от исходного состояния возбудимости нервно-рефлекторного аппарата, от типа нервной системы животных и т. д. Далее оказалось, что при одном и том же коротком действии сильных и слабых условных раздражителей величина условного эффекта неодинакова: она больше на слабый и меньше на сильный раздражитель, т. е. при упомянутых условиях возникает парадоксальное нарушение силовой зависимости. Что касается характера запаздывающих рефлексов при укороченном времени действия условных раздражителей различной физической силы, то этот вопрос в литературе не освещен и исследован нами впервые. В XI главе представлены экспериментальные данные по этому вопросу. Они показывают, что парадоксальные извращения величины условного эффекта в зависимости от физической силы условных раздражителей, при их укороченном времени действия, характерны не только для условных рефлексов, отставленных на 20—30 секунд, но и для запаздывающих. Парадоксальное извращение силовой зависимости в случае запаздывающих рефлексов появляется лишь при первых применениях коротких раздражений и почти полностью исчезает при повторных их применениях. При прекращении действия условного раздражителя в период развития запаздывательного торможения фаза возбуждения рефлекса как правило, не проявляется. При прекращении же действия раздражителя в момент появления фазы возбуждения рефлекса последняя проявляется почти полностью.

Анализ нашего экспериментального материала не дает основания считать парадоксальное извращение течения запаздывающего рефлекса при укороченном времени действия сильных и слабых условных раздражителей следствием развития запаздывательного торможения при преждевременном прекращении действия сильного условного раздражителя, как предполагалось

в лаборатор
отставление
показали. ч
вающих реф
реакции на
жителей; 2
при запазд
3) проявлен
мени, прини
рефлекса.

Далее,
запаздывате
последовате
ния. Испыт
разные мом
следить дин
ход в проц
Опыты под
странении
затора на д
дывательно
мя) и на д
пунктах пре
распростра
вает угнете
торможения
торых разв
интенсивно
типа нервн
ное тормож
интенсивны
опыта и и
наиболее и
интенсивны

Сила за
впервые ус
ния Ф. П.
раздражит
вается бол
на светово
Наши о
кого дейст
щих рефле
моменты за
ния и его
ковы в теч
щего рефл

в лаборатории И. П. Павлова для условных рефлексов с отставлением подкрепления на 20—30 секунд. Наши опыты показали, что парадоксальное извращение течения запаздывающих рефлексов может быть следствием: 1) ориентировочной реакции на экстренное укороченное действие условных раздражителей; 2) развития различной интенсивности торможения при запаздывании за время наличного действия раздражителя; 3) проявления условнорефлекторного значения компонента времени, принимающего участие в образовании запаздывающего рефлекса.

Далее, мы детально исследовали свойство иррадиации запаздывательного торможения, применив прием испытаний на последовательное торможение в разные моменты запаздывания. Испытывая отставленный на 30 сек. условный рефлекс в разные моменты запаздывающего рефлекса, нам удалось проследить динамику запаздывательного торможения и его переход в процесс возбуждения «деятельной» фазы рефлекса. Опыты подтвердили единичное наблюдение Горна о распространении запаздывательного торможения с одного анализатора на другие. Возникнув в одном корковом пункте, запаздывательное торможение распространяется (на короткое время) и на другие корковые пункты. Наличие в других корковых пунктах процесса возбуждения или его появления на фоне распространяющегося запаздывательного торможения вызывает угнетение этого возбуждения. Степень последовательного торможения зависит от расположения корковых пунктов, в которых развиваются противоположные нервные процессы, от интенсивности развития торможения при запаздывании и от типа нервной системы подопытных животных. Последовательное торможение в одноименном анализаторе является более интенсивным, чем в разноименном. В одних и тех же условиях опыта и испытания последовательное торможение оказалось наиболее интенсивным у Моржика (сангвиника) и наименее интенсивным у Букета (холерика).

Сила запаздывательного торможения также, как это было впервые установлено для других видов внутреннего торможения Ф. П. Майоровым, зависит от физической силы условного раздражителя. На звуковой условный раздражитель развивается более интенсивное запаздывательное торможение, чем на световой и кожно-механический условный раздражитель.

Наши опыты по изучению явления растормаживания короткого действия условных раздражителей на течение запаздывающих рефлексов, последовательного торможения в разные моменты запаздывания показали, что интенсивность торможения и его уравнивание с процессом возбуждения неодинаковы в течение времени «недеятельной» фазы запаздывающего рефлекса.

Мы установили, что торможение при запаздывании появляется в первые моменты действия условного раздражителя, быстро усиливается, а затем так же быстро ослабляется и переходит в свою противоположность — процесс скрытого возбуждения, интенсивность которого нарастает и со временем проявляется в виде условного эффекта фазы возбуждения запаздывающего рефлекса.

Осуществление запаздывающего условного рефлекса сопровождается кратковременным переменным изменением функционального состояния корковых элементов в силу появления вначале иррадиации торможения, а затем иррадиации возбуждения. Сложная динамическая взаимосвязь кортикальных процессов и обуславливает динамику запаздывающего рефлекса, выражающего целесообразное приспособление организма к меняющимся условиям внешней среды.

Приведенный в настоящей работе экспериментальный материал содержит новые факты, значительно дополняющие наши знания о динамике запаздывающих условных рефлексов, о свойствах и особенностях запаздывательного торможения. Наши данные являются дальнейшим развитием научного наследия И. П. Павлова, скромным вкладом в экспериментальную разработку поставленной И. П. Павловым проблемы коркового торможения.

И. П. Павлов, применив объективный метод исследования — метод условных рефлексов и исходя из принципов детерминизма, единства анализа и синтеза и из принципа структурности, развивая идеи основоположника отечественной физиологии И. М. Сеченова о рефлекторной деятельности головного мозга, создал подлинно материалистическое учение о высшей нервной (психической) деятельности животных и человека.

Созданное И. П. Павловым учение о высшей нервной деятельности является одной из естественно-научных основ философии диалектического материализма, марксистско-ленинской теории отражения.

Учение И. П. Павлова является идейным оружием в борьбе с идеалистическими и дуалистическими воззрениями на природу психических явлений.

Современная медицина, психология и педагогика могут развиваться и преуспевать лишь на основе физиологического учения И. П. Павлова, поэтому дальнейшая разработка проблем физиологии высшей нервной деятельности имеет очень важное как теоретическое, так и практическое значение.

Основной проблемой современной физиологии является проблема о природе и взаимосвязи основных центральных нервных процессов (возбуждения и торможения), определяющих нервную деятельность.

Разработке эти
открыты и значе
Накоплен значите
чению свойств и
взаимосвязи с пр
множество получе
закон связи проце
ся точной формул
ния, дальнейшее
На примере из
сов мы показали
торможения, его
возбуждения. Мы
физиологическое
процессов возбуж

Разработке этой проблемы И. П. Павлов придавал перво-
степенное значение. В лабораториях И. П. Павлова были
открыты и детально изучались виды внутреннего торможения.
Накоплен значительный экспериментальный материал по изу-
чению свойств и особенностей коркового торможения и его
взаимосвязи с процессом возбуждения. Однако, несмотря на
множество полученных фактов, говорил И. П. Павлов, общий
закон связи процессов возбуждения и торможения «не поддает-
ся точной формулировке». Необходимы дальнейшие исследова-
ния, дальнейшее накопление фактов.

На примере изучения особенностей запаздывающих рефлекс-
сов мы показали всю сложность динамики запаздывательного
торможения, его интимную, внутреннюю связь с процессом
возбуждения. Мы полагаем, что наша работа подтверждает
физиологическое представление о единстве и взаимодействии
процессов возбуждения и торможения.

ЛИТЕРАТУРА

- 282

Асратян Э. А., 1917.
Архив биол. наук.
Асратян Г. В., 1917.
Журнал. т. I, в.
Асратян Г. В., 1916.
наук. т. I, стр. 307
III. № 6, р. 307
Архангельский
Архив биол. наук. 192
Архангельский
торможения, Тру
I, стр. 71.
Асратян Э. А.
коре больших полу
стр. 146.
Асратян Э. А.
основного раздражите
СССР, 19346, т. IV, в
Асратян Э. А.
раздражителя и вели
XXXVII, вып. 1, ст
Асратян Э. А.
ды физиол. лабор. им
Асратян Э. А.
мозгу, Журнал высш
Бабкин Б. П.,
ний у собаки, Дисс.,
Бам Л. А., О в
ность собаки слабог
XXVII, вып. 6, ст
Барсуков З.
тренированных к де
мент., 1956, т. VI, в
Бархударян
ния. Автореф. дисс.
Безбокая М.
Дисс., СПб., 1913.
Безносиков
тельного торможени
канд. биол. н., Л.,
Белиц М. Ф.
Беляков В.
раздражителей, Ди
Беритов И.
ной нервной систе
Беритов И.
функциональное зн
стр. 755.
Беритов И.
ного торможения.
Берита шви
ния временных связ
им. И. С. Берита
Бирюков Д.
торможения, Журн

Анохин П. К., Внутреннее торможение как проблема физиологии, 1958.

Анреп Г. В., Взаимоотношение процессов внутреннего торможения, Архив биол. наук, 1917а, т. XX, вып. 4, стр. 299.

Анреп Г. В., Иррадиация условного торможения, Русский физиол. журнал, 1917б, т. I, вып. I, стр. I.

Анреп Г. В., Статическое состояние иррадиации возбуждения, Архив биол. наук, 1917в, т. XX, вып. 4, стр. 262.

Анреп Г. В., Pitch discrimination in the dog. The J. of Physiol. 1920, v. LIII, № 6, p. 307.

Архангельский В. М., К физиологии двигательного анализатора, Архив биол. наук, 1922, т. XXII, стр. 59.

Архангельский В. М., Относительная сила разных видов внутреннего торможения, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1924, т. I, вып. I, стр. 71.

Асратян Э. А., К физиологии иррадиации и концентрации процессов в коре больших полушарий, Доклады АН СССР, 1934а, т. IV, вып. 3, стр. 146.

Асратян Э. А., К вопросу о связи между длительностью действия условного раздражителя и величиной условного рефлекса, Доклады АН СССР, 1934б, т. IV, вып. 8—9, стр. 475.

Асратян Э. А., Связь между длительностью действия условного раздражителя и величиной условного рефлекса, Архив биол. наук, 1935, т. XXXVII, вып. I, стр. 91.

Асратян Э. А., К физиологии двигательных условных рефлексов, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1941, т. X, стр. 25.

Асратян Э. А., Охранительно-целебная роль торможения в спинном мозгу, Журнал высш. нерв. деят., 1955, т. V, вып. 2, стр. 187.

Бабкин Б. П., Опыт систематического изучения сложно-нервных явлений у собаки, Дисс., СПб., 1904.

Бам Л. А., О влиянии хлористого кальция на высшую нервную деятельность собаки слабого типа нервной системы, Физиол. журнал СССР, 1939, т. XXVII, вып. 6, стр. 711.

Барсуков З. А., Развитие запредельного торможения у собак, не-тренированных к действию сильных раздражителей, Журнал высш. нерв. деят., 1956, т. VI, вып. 2, стр. 297.

Бархударян С. С., Взаимоотношение видов внутреннего торможения, Автореф. дисс. доктор. биол. н., Л., 1955.

Безбокая М. Я., Материалы к физиологии условных рефлексов, Дисс., СПб., 1913.

Безносиков Б. О., Роль тренировки угасательного и запаздывательного торможения в высшей нервной деятельности, Автореф. дисс. канд. биол. н., Л., 1954.

Белиц М. Ф., О следовых условных рефлексах, Дисс., СПб., 1917.

Беляков В. В., Материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражителей, Дисс., СПб., 1911.

Беритов И. С., Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы, Госиздат Грузии, 1932.

Беритов И. С., Нейропиль стволовой части головного мозга и его функциональное значение, Физиол. журнал СССР, 1937, т. XXI, вып. 6, стр. 755.

Беритов И. С. и Ройтбак А. И., О природе процесса центрального торможения, Журнал высш. нерв. деят., 1955, т. V, вып. 2, стр. 173.

Бериташвили И. С., Морфологические и физиологические основания временных связей в коре больших полушарий, Труды Ин-та физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, 1956, т. X, стр. 3.

Бирюков Д. А., Материалы к сравнительной физиологии условного торможения, Журнал высш. нерв. деят., 1955, т. V, вып. 5, стр. 609.

Быков К. М. и Петрова М. К., Латентный период условного рефлекса, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1927, т. II, вып. 1, стр. 9.

Быков К. М., Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга, Сборник работ физиол. лабор. ЛГУ, посвященный 25-летию научн. деят. проф. А. А. Ухтомского, Л., 1930, стр. 151.

Быков К. М., Кортикальная регуляция деятельности внутренних органов в свете категории времени, Избранные произведения, 1953, т. I, стр. 240.

Быков К. М., К вопросу о центральном торможении, Физиол. журнал СССР, 1955, т. XLI, № 6, стр. 131.

Былина А. З., Простое торможение условных рефлексов, Дисс., СПб., 1910.

Блох Л. С., Возрастные особенности дифференцировочного торможения, Труды отдела физиол. высш. нерв. деят. человека, сб. 5, 1940, стр. 177.

Богаченко Л. С., Феномен хронического растормаживания условной реакции, Труды Ин-та высш. нерв. деят. (серия патофизиологическая), 1956, т. II, стр. 21.

Болдырев В. Н., Образование искусственных условных (психических) рефлексов и свойства их (превращение звуков, запахов и света в искусственные возбудители слюноотделения), Труды Об-ва русск. врачей, 1905 (72), стр. 321.

Болдырев В. Н., Образование искусственных условных (т. е. психических) рефлексов и свойства их (Превращение местного охлаждения кожи в возбудителя отделения слюны), Труды Об-ва русск. врачей, 1906, (73), стр. 198.

Болдырев В. Н., Условные рефлексы и способность их к усилению и ослаблению, Харьковский мед. журнал, 1907, т. IV, № 6 и 7.

Вавилова Н. М., Развитие следовых условных рефлексов в онтогенезе у собаки, Автореферат дисс. канд. биол. н., Л., 1955.

Васильев П. Н., Влияние постороннего раздражителя на образовавшийся условный рефлекс, Тр. Об-ва русск. врачей, 1906, (73), стр. 389.

Васильев Л. Л., Ионная теория нервных процессов, Сб. Парабиоз и доминанта, Изд. 1927, стр. 85.

Васильев Л. Л., Типы угнетения и торможения в периферической и центральной нервной системе, Тезисы докладов IX сессии АМН, М., 1955, стр. 17.

Введенский Н. Е., О соотношении между возбуждением и торможением при тетанусе, СПб., 1886.

Введенский Н. Е., О месте образования тормозящих действий в нервно-мышечном аппарате, Труды Об-ва естествоисп., 1891, т. XXII, стр. 16.

Введенский Н. Е., Возбуждение, торможение и наркоз, СПб., 1901.

Виноградов Н. В., Фазовые изменения в нормальном балансе между раздражением и торможением на фоне выработки и укрепления дифференцировочного торможения, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2, стр. 115.

Виноградов Н. В., Слабый тормозный тип нервной системы, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933, т. V, стр. 219.

Виноградов Н. В., О функциональных «наслоениях» в кортикальной динамике, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 58.

Виноградов Н. В. и Трошихин В. А., О запаздывающем рефлексе и концентрировании бромом запаздывающего торможения, Труды Ин-та эволюц. физиол. и патол. высш. нерв. деят. им. И. П. Павлова, 1947, т. I, стр. 133.

Владимирова Е. А., Биохимические процессы в головном мозгу при условнорефлекторном изменении функционального состояния центральной нервной системы, Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1950, т. XXIX, вып. 1, стр. 31.

Владимирова Е. А., Новая камера для фиксации химического

состава головного мозга крыс в состоянии условнорефлекторного торможения и возбуждения, Доклады АН СССР, 1953, т. ХС, № 6, стр. 1191.

Владимирова Е. А., Влияние условнорефлекторного возбуждения и торможения центральной нервной системы на содержание аммиака в больших полушариях головного мозга крыс, Физиол. журн. СССР, 1957, т. XLIII, № 3, стр. 117.

Владимиров Г. Е., Влияние возбуждения центральной нервной системы на некоторые стороны обмена веществ в больших полушариях головного мозга животных, Доклады на XIX Международном физиологическом конгрессе, 1953.

Владимиров Г. Е., Иванова М. Н. и Правдина Н. И., Влияние функционального состояния на обмен фосфорных соединений в мозговой ткани, Биохимия, 1954, т. 19, вып. 5, стр. 578.

Воронин Л. Г., Анализ и синтез сложных раздражителей нормальными и поврежденными полушариями головного мозга собаки, Изд. АМН СССР, 1948.

Воронин Л. Г., Некоторые данные о филогенезе аналитикосинтетической деятельности нервной системы, Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе, 1956, стр. 222.

Воронцов Д. С., Влияние анода и катода индукционного тока на волну возбуждения в нерве, Труды Ин-та физиологии при КГУ, 1953, № 7, стр. 93.

Воронцов Д. С., Про механізм синаптичної передачі нервових імпульсів, Наукові записки КДУ, 1956, т. XV, вип. XII. Фізіологічний збірник, № 9, стр. 5.

Воскобойникова-Гранстрем Е. Е., Теплота 50°C, как новый искусственный условный раздражитель слюнных желез, Труды Об-ва русских врачей, 1906, (73), стр. 381.

Гаврилова Л. Н., Особенности запаздывающего рефлекса на комплексный условный раздражитель в зависимости от типа нервной системы собак, Ежегодник ИЭМ АМН СССР, 1956, стр. 33.

Галкин В. С., Об изучении нервных механизмов физиологических и патологических реакций, Изд. ВММА, 1939—1952, вып. 1—25.

Галкин В. С., Краткий очерк теории наркоза, Хирургия, 1953, вып. 6, стр. 3.

Галкин В. С., Один из механизмов корковой компенсации, 26 съезд хирургов, Москва, 1955.

Галкин В. С., Один из механизмов корковой компенсации, Врачебное дело, 1956, № 4, стр. 362.

Гальперин С. И., Материалы об иррадиации и концентрации торможения, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 97.

Гарцштейн Н. Г., О возрастных особенностях условного торможения у детей, Труды лабор. физиологии высш. нерв. деят. ребенка при Ленинградском Пед. ин-те им. Герцена, Сб. 1, 1930, стр. 100.

Герман К. П., Запаздывающее торможение в возрастном аспекте, Труды отд. физиол. и патол. в. н. д. человека, ВИЭМ, сб. V, 1940, стр. 239.

Голиков Н. В., О природе и механизмах торможения, Вестник Ленингр. ун-та, № 10, серия биологии, 1954, вып. 4, стр. 93.

Голубева Л. Я., Электрофизиологический анализ некоторых видов коркового торможения у кроликов, Автореф. дисс. канд. биол. н., М., 1955.

Горн Э. Л., Материалы к физиологии внутреннего торможения условных рефлексов, Дисс., СПб., 1912.

Григорьян Р. А., Изменение условного и безусловного торможения под влиянием алкоголя, Автореферат дисс. канд. биол. н., Л., 1955.

Гросман Ф. С., Материалы к физиологии следовых условных рефлексов, Дисс., СПб., 1909.

Губергриц М. М., Более выгодный способ дифференцирования внешних раздражителей, Дисс., Петербург, 1917.

Дегтярева В. А., К физиологии внутреннего торможения, Дисс., СПб., 1914.

Добровольский В. М., О пищевых следовых рефлексах, Дисс., СПб., 1911.

Добровольская В. В., О стойком нарушении взаимоотношения между раздражительным и тормозным процессом у детей, Русск. физиол. журнал, 1926, т. IX, вып. 1, стр. 144.

Долин А. О., О суммации торможения, Павловские среды, 1949, т. II, стр. 76.

Долин А. О., Суммация внутреннего торможения и ее роль в изменении безусловных пищевых и оборонительных рефлексов, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XVI, стр. 382.

Егоров Я. Е., Влияние пищевых условных рефлексов друг на друга, Дисс., СПб., 1911.

Завадский И. В., Явления торможения и растормаживания условных рефлексов, Труды Об-ва русск. врачей, 1907, стр. 94.

Завадский И. В., Материалы к вопросу о торможении и растормаживании условных рефлексов, Дисс. СПб., 1908а, То же, Известия Военно-мед. Акад., 1908а, т. XVII, вып. 2, стр. 217.

Завадский И. В., Опыт приложения метода условных рефлексов в фармакологию, Труды Об-ва русск. врачей, 1908б, т. 75, стр. 269.

Зеленый Г. П., Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения, Дисс., СПб., 1907.

Зеленый Г. П., К анализу сложных возбудителей условных рефлексов, Архив биол. наук, 1910, т. XV, вып. 4, стр. 467.

Зимкин Н. В., Значение присоединения постороннего агента при хроническом угашении условного рефлекса, Физиол. журнал СССР, 1934, т. XVII, вып. 5, стр. 921.

Зубков А. А., Экспериментальная проверка теории торможения И. П. Павлова и Н. Е. Введенского, IX сессия общего собрания АМН СССР, Тезисы научных докладов, 1955, стр. 45.

Иванов-Смоленский А. Г., Об иррадиации угасательного торможения в звуковом анализаторе собаки, Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1926, т. I, вып. 2—3, стр. 229.

Иванов-Смоленский А. Г., Взаимное растормаживание тормозных условных рефлексов, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1932а, т. IV, вып. 1—2, стр. 178.

Иванов-Смоленский А. Г., Фазовые изменения в нормальном балансе между раздражением и торможением, как последствие запаздывающего рефлекса, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1932б, т. IV, вып. 1—2, стр. 229.

Иванов-Смоленский А. Г., Об одном виде растормаживания в головном мозгу, Физиол. журнал СССР, 1938, т. XXIV, вып. 1—2, стр. 162.

Иорданис К. А., Сравнительно-физиологические данные об условном тормозе и условном растормаживании (опыты на кроликах, голубях и черепахах), Автореферат дисс. канд. биол. н., М., 1955.

Калмыков И. П., Положительная фаза взаимной индукции, наблюдаемая в одних и тех же нервных элементах коры головного мозга, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1926, т. 1, вып. 2—3, стр. 213.

Каменева Е. И., Ягодка П. К., Амитал натрия как растормаживающее средство и его применение в лечебных и экспериментально-диагностических целях, Невропатология и психиатрия, 1943, т. XII, вып. 6, стр. 44.

Каминский С. Д. и Майоров Ф. П., Действие различных доз брома на тормозную функцию обезьян возбудимого типа, Бюллетень ВИЭМ, 1935, № 9—10, стр. 14.

Капустник О. П., О дифференцировочном торможении и его воз-
растных и типологических особенностях у детей, Труды лабор. физиологии

- в. и. д. ребенка при Ленинград. пед. ин-те им. Герцена, сб. 1, 1930., стр. 115.
- Капустник О. П. и Фаддеева В. К., Угашение условных рефлексов у детей от пяти до двенадцати лет, Труды лабор. физиолог. в. и. д. ребенка при Ленинград. пед. ин-те им. Герцена, Сб. 1, 1930, стр. 19.
- Капустина Д. П., Сравнение наличных и следовых условных рефлексов, 13-е совещание по физиол. проблемам, посвященное памяти И. П. Павлова, Тезисы докладов, 1948, стр. 49.
- Кашериннинова Н. А., Новый искусственный условный рефлекс на слюнные железы, Труды Об-ва русск. врачей, 1906, т. 73, стр. 283.
- Кашериннинова Н. А., О механическом раздражении как раздражителе слюнных желез, Труды Об-ва русск. врачей, 1906, т. 73, стр. 385.
- Кашериннинова Н. А., Материалы к изучению условных слюнных рефлексов на механическое раздражение кожи у собаки, Дисс., СПб., 1908.
- Клещов С. В. (1934), См. Павловские среды, 1949, т. 1, стр. 77; т. II, стр. 216, 218, 424, 433, 476, 491, 507, 557; т. III, стр. 29, 42, 53, 142, 181.
- Клещов С. В., О зависимости величины пищевых условных рефлексов от количества безусловного подкрепления, Труды физиол. лабор. И. П. Павлова, 1936, т. VI, вып. 2, стр. 27.
- Клещов С. В., Случай утрированной пищевой двигательной реакции при выработке дифференцировки, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 163.
- Клепцова М. П., Об условнорефлекторной генерализации в одноименном и разноименных анализаторах у зрело- и незрелорождающихся животных в онтогенезе, Автореферат дисс. канд. биол. н., Л., 1955.
- Коган Б. А., Об иррадиации и концентрации угасательного торможения в коре больших полушарий, Дисс., СПб., 1914.
- Коган А. Б., Некоторые результаты электрофизиологического изучения процессов высшей нервной деятельности, Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе, Изд. АН СССР, 1956, стр. 259.
- Колесников М. С., О влиянии запаздывающего рефлекса на переделку противоположных раздражителей у собаки слабого типа высшей нервной деятельности, 9-е совещание по физиол. пробл., посвящен. 5-летию со дня кончины И. П. Павлова, Тезисы докладов, 1941, стр. 45.
- Колесников М. С., Исследование высшей нервной деятельности собак слабого типа нервной системы, Автореферат дисс. канд. биол. н., Л., 1951.
- Короткова Т. М., Внешнее торможение условных рефлексов у детей, Труды лабор. физиол. в. и. д. ребенка при Ленинград. пед. ин-те им. Герцена, Сб. 1, 1930, стр. 4.
- Костенецкая Н. А., Образование временных связей на общие раздражители внешней среды как фактор, регулирующий общее функциональное состояние коры больших полушарий, Журнал высш. нерв. деят., 1953, т. III, вып. 5, стр. 755.
- Костенецкая Н. А. и Муравьева Н. П., Явление положительной индукции при запредельном торможении, Журнал высш. нерв. деят., 1953, т. III, вып. 3, стр. 346.
- Костюк П. Г., Центральные процессы в простейшей рефлекторной дуге, Автореф. дисс. доктор биол. н., Киев, 1956.
- Красногорский Н. И., О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собаки, Дисс., СПб., 1911.
- Красногорский Н. И. (1913), Об основных механизмах работы коры больших полушарий головного мозга у детей, Труды по изучению высшей нервной деятельности человека и животных, Медгиз, 1954, т. 1, стр. 213.
- Красногорский Н. И. (1920), О процессе концентрирования в коре больших полушарий, Труды по изучению высшей нервной деятельности человека и животных, Медгиз, 1954, т. 1, стр. 263.
- Красногорский Н. И. (1923—1924), Физиологический сон и внут-

ренное торможение, Труды по изучению высшей нервной деятельности человека и животных, Медгиз, 1954, т. 1, стр. 246.

Крепс Е. М., Явление индукции и иррадиации внутреннего торможения в коре больших полушарий у собаки, Русский физиол. журнал, 1923, т. VI, вып. 4—6, стр. 100.

Крепс Е. М., Опыт индивидуальной характеристики экспериментального животного, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1924а, т. I, вып. 1, стр. 119.

Крепс Е. М., Положительная индукция и иррадиация торможения в коре больших полушарий, Сб., посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова, 1924б, стр. 323.

Крепс Е. М., О влиянии продолжительности отставления условного раздражителя на возбудимость больших полушарий, Физиологический журнал СССР, 1926, т. IX, вып. 1, стр. 142.

Кржыжковский К. Н., К физиологии условного тормоза, Труды Об-ва русских врачей, 1909, стр. 267.

Крылов В. А., К физиологии анализаторной функции коры больших полушарий, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2, стр. 53.

Кудрин А. Н., Условные рефлексы у собак при удалении задних половин больших полушарий, Дисс., СПб., 1910.

Кудрявцева Н. Н., Процесс торможения при сверхсильных тормозных раздражителях, Автореф. дисс. канд. биол. н., Л., 1955.

Кудрявцева Н. Н., К характеристике предела тормозного процесса, Журнал высш. нерв. деят., 1956, т. VI, вып. 3, стр. 426.

Кузнецов А. И., К фармакологии фенамина, Труды Военно-мед. Акад. им. С. М. Кирова, 1946, т. I, стр. 187.

Купалов П. С., Первоначальное обобщение и последовательная специализация кожных условных раздражителей, Архив биол. наук, 1915, т. XIX, вып. 1, стр. 21.

Купалов П. С., Периодические колебания скорости условного слюноотделения, Арх. биол. наук, 1925, т. XXV, вып. 4—5, стр. 167.

Купалов П. С., Периодическая смена возбудимости клеток коры в связи с механизмом индукции и последовательного торможения, Русский физиол. журнал, 1926, т. IX, вып. 1 стр. 130.

Купалов П. С., Функциональная мозаика в каждом отделе коры головного мозга и ее влияние на ограничение сна, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1929, т. III, вып. 2—3, стр. 3.

Купалов П. С., О механизме взаимодействия тормозных и активных пунктов в коре больших полушарий при функциональной мозаике, Там же, стр. 27.

Купалов П. С., О механизме функционального разграничения коры больших полушарий (Сообщение 1-е), Значение процессов корковой индукции при функциональном разграничении коры больших полушарий, Там же, стр. 39.

Купалов П. С. и Луков Б. Н., Действие короткого применения условного раздражителя, Арх. биол. наук, 1933, т. XXXIII, вып. 5—6, стр. 665.

Купалов П. С., Угашение условного рефлекса при длинном и коротком применении условного раздражителя, Арх. биол. наук, 1933а, т. XXXIII, вып. 5—6, стр. 679.

Купалов П. С., О механизме функционального разграничения коры больших полушарий (Сообщение 2-е), Состояние возбудимости коры полушарий в интервалах после применения положительных и тормозных раздражителей, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933б, т. V, стр. 335.

Купалов П. С., Действие посторонних раздражителей перед положительными и тормозными условными рефлексами, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933в, т. V, стр. 335.

Купалов П. С., Скипин Г. В., Секреция подчелюстной слюнной железы при различных раздражениях центрального нерва индукционным током, Физиол. журнал СССР, 1934, т. XVII, стр. 464.

Купалов П. С., Павлов Н. Н., Действие короткого условного раздражения при запаздывающем условном рефлексе, Физиол. журнал СССР, 1935, т. XVIII, вып. 5, стр. 734.

Купалов П. С., Влияние условных раздражителей на безусловный рефлекс, Седьмое совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное памяти акад. И. П. Павлова, Тезисы докладов, 1940, стр. 35.

Купалов П. С., О механизме замыкательной функции головного мозга, Физиол. журнал СССР, 1947, т. XXXIII, вып. 6, стр. 699.

Купалов П. С., Регуляция функционального состояния коры больших полушарий, Бюллет. exper. биол. и мед., 1948, т. 26, вып. 3, стр. 237.

Купалов П. С., О механизме процесса условного возбуждения, Физиол. журнал СССР, 1949, т. XXXV, вып. 5, стр. 582.

Купалов П. С., О борьбе Ч. Шеррингтона против учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, Журнал высш. нерв. деят., 1955а, т. V, вып. 1, стр. 3.

Купалов П. С., Общие результаты изучения процессов торможения в коре больших полушарий, Журн. высш. нерв. деят., 1955б, т. V, в. 2, стр. 157.

Купалов П. С., Физиологическая организация процессов возбуждения и торможения в коре мозговых полушарий при условнорефлекторной деятельности, Журнал высш. нерв. деят., 1955в, т. V, в. 4, стр. 463.

Купалов П. С., Общий обзор работ физиологического отдела им. И. П. Павлова за 1955 г., Ежегодник ИЭМ, 1956, стр. 17.

Купалов П. С., О механизме возникновения внутреннего торможения, Журнал высш. нерв. деят., 1957, т. VII, вып. 1, стр. 3.

Ларин Е. Ф., К физиологии внутреннего торможения у птиц, Труды Томского мед. ин-та, 1938, т. X, стр. 128.

Левин С. Л., О сохранении и переделке системы условных рефлексов в юношеском возрасте, Физиол. журнал СССР, 1935а, т. XIX, вып. 3, стр. 614.

Левин С. Л., О влиянии хлоралгидрата и других лекарственных веществ на условнорефлекторную деятельность, Физиол. журнал СССР, 1935б, т. XIX, вып. 4, стр. 804.

Левин С. Л., Влияние люминала на условнорефлекторную деятельность у детей, Физиол. журнал СССР, 1936, т. XXI, вып. 3, стр. 339.

Лепорский Н. И., Материалы к физиологии условного торможения, Дисс., СПб., 1911.

Ливанов М. Н. и Поляков К. Л., Электрические процессы в коре головного мозга кролика при выработке оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель, Известия АН СССР, серия биол., 1945, № 3, стр. 286.

Линдберг А. А., Случай оживления старых временных связей под влиянием алкоголя, Павловские среды, 1949, т. II, стр. 74.

Линдберг А. А., К фармакологии брома, Физиол. журнал СССР, 1936, т. XX, вып. 5, стр. 763.

Линдберг А. А., О действии этилового алкоголя на кору больших полушарий головного мозга, Доклады АН СССР, 1935, т. I, № 6, стр. 400.

Линдберг А. А., О механизме действия брома, Физиол. журнал СССР, 1936, т. XX, вып. 5, стр. 749.

Линдберг А. А., Отрицательные условные рефлексы, образованные при помощи запаздывающего торможения, условные рефлексы. Тр. Укр. психоневр. ин-та, 1946, т. XVIII, стр. 45.

Луков Б. Н., О суммации коротких условных раздражителей. Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1944, т. XI, стр. 109.

Луков Б. Н., Образование следового условного рефлекса при коротком применении условного раздражителя, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XV, стр. 151.

Лурье Р. Н., Рабинович М. Я. и Трофимов Л. Г., Исследование электрических явлений в корковых концах анализаторов собаки при выработке оборонительных условных рефлексов, Журнал высш. нерв. деят., 1956, т. VI, вып. 6, стр. 863.

Магницкий А. Н., Паробиотическая природа центрального торможения и учение И. П. Павлова, Успехи совр. биол., 1948, т. XXVI, вып. 3, стр. 875.

Магницкий А. Н., Взаимоотношение учений И. П. Павлова и Н. Е. Введенского в вопросе о торможении, Журнал высш. нервн. деят., 1951, т. I, № 1, стр. 128.

Майоров Ф. П., О влиянии продолжительности совпадения условного рефлекса с безусловным на величину условного рефлекса, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. III, вып. 1, стр. 125.

Майоров Ф. П., Условные рефлексы у щенят различных возрастов,
Арх. биол. наук, 1929, т. XXIX, вып. 3, стр. 341.

М а й о р о в Ф. П., Устранение гипнотического состояния у собак при помощи брома, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933, т. V, стр. 133.

Майоров Ф. П., О зависимости силы тормозного процесса от физической интенсивности тормозного раздражителя, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1938а, т. VIII, стр. 62.

Майоров Ф. П., Случай эксперимент. невроза на почве перенапряж. тормож., Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 19386, т. VIII, стр. 349.

Майоров Ф. П., К вопросу о взаимоотношении внешнего и внутреннего торможения, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 440.

Майоров Ф. П., Ответ американским критикам Павлова, Изд. АМН СССР, 1949.

Майоров Ф. П., История учения об условных рефлексах, Изд. АН СССР, 1954.

Майоров Ф. П., О пределе коркового тормозного процесса, Доклады на XX Международном конгрессе физиологов ■ Брюсселе, 1956, стр. 314.

Марцинкевич О. К., Петровский В. В., О комбинированном действии условного тормоза и дифференцировки, Физиол. журнал СССР, 1934, т. XVII, вып. 1, стр. 32.

Мей-Чжентун, Исследование предела дифференцировочного торможения, Автореферат дисс. канд. биол. н., Л., 1955.

Миштовт Г. В., Опыт торможения искусственного условного рефлекса (звукового) различными раздражителями, Тр. Об-ва русск. врачей, 1906, (74), стр. 89.

Миштовт Г. В., Выработанное торможение искусственного условного рефлекса (звукового) на слюнные железы, Дисс., СПб., 1907.

Микушкин М. К., К вопросу о взаимодействии экстеро- и интро-
цептивных условных рефлексов, Автореф. дисс. канд. мед. н., Л., 1955.

Нарбутович И. О., Головина В. П., Действие алкоголя при шизофрении, Арх. биол. наук, 1934, т. XXXVI, серия, Б, вып. 1, стр. 229.

Нарбутович И. О., Перенапряжение тормозного процесса, Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1938, т. VIII, стр. 360.

Нейц Е. А., Влияние условных рефлексов друг на друга, Труды Об-ва русск. врачей, 1908, (75), стр. 379.

Неумывака Д. П., О механизме замыкательной функции коры больших полушарий при раздражителях различной длительности, Автореферат дисс. канд. мед. н., Л., 1954.

Арх. биол. наук, 1933, т. XXXIII, вып. 5—6, стр. 652.

Никифорова Е. М., О влиянии запаздывающего торможения двигательной условной реакции на сердечно-сосудистую систему, Тр. Ин-та высшей нерв. деят. (серия патофизиологическая), 1956, т. II, стр. 201.

290



Никифоровский П. Н., Интересный вид растормаживания условных рефлексов, Труды Об-ва русских врачей (январь, март), 1910а, стр. 174.

Никифоровский П. Н., Фармакология условных рефлексов как метод для их изучения, Дисс., СПб., 1910б.

Николаев П. Н., К физиологии условного торможения, Дисс., СПб., 1910.

Николаева В. В., Запаздывающие условные рефлексы и динамика их угасания, Автореферат дисс. канд. мед. н., Л., 1953.

Норкина Л. Н., Возрастные особенности внешнего торможения и растормаживания у детей, Труды отд. физиол. высш. нерв. деят. человека, Сб. V, 1940, стр. 115.

Орбели Л. А., Условные рефлексы с глаза собаки, Дисс., СПб., 1908.

Орбели Л. А., Проблема торможения, Журнал высш. нервн. деят., 1955, т. V, вып. 2, стр. 145.

Павлов И. П. (1906), Естественное-научное изучение так называемой душевной деятельности высших животных, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 64.

Павлов И. П. (1909), Естествознание и мозг, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 113.

Павлов И. П. (1910а), Задачи и устройство современной лаборатории для изучения нормальной деятельности высшего отдела центральной нервной системы у высших животных, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 137.

Павлов И. П. (1910б), Дальнейшие шаги объективного анализа сложно-рефлекторных явлений с субъективным пониманием тех же явлений, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 99.

Павлов И. П. (1912а), Главнейшие законы деятельности центральной нервной системы, как они выясняются при изучении условных рефлексов, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 193.

Павлов И. П. (1912б), Внутреннее торможение как функция больших полушарий, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 233.

Павлов И. П. (1913а), Объективное изучение высшей нервной деятельности животных, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 240.

Павлов И. П. (1913б), Исследование высшей нервной деятельности, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 264.

Павлов И. П. (1914а), Особенная лабильность внутреннего торможения условных рефлексов, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 276.

Павлов И. П. (1914б), Настоящая физиология головного мозга, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 284.

Павлов И. П. (1922), Внутреннее торможение условных рефлексов и сон — один и тот же процесс, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 1, стр. 390.

Павлов И. П. (1923а), Характеристика корковой массы больших полушарий с точки зрения изменения возбудимости ее отдельных пунктов, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 11.

Павлов И. П. (1923б), Новейшие успехи объективного изучения высшей нервной деятельности животных, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 21.

Павлов И. П. (1923в), Новые исследования по условным рефлексам, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 432.

Павлов И. П. (1926а), Отношения между раздражением и торможением, размежевание между раздражением и торможением и экспериментальные невроты у собак, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 35.

Павлов И. П. (1926б), Влияние перерыва в работе над собаками с условными рефлексами, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 71.

Павлов И. П. (1927), Лекции о работе больших полушарий головного мозга, Полн. собр. соч., 1951, т. IV.

Павлов И. П. (1932а), Ответ физиолога психологам, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 153.

Павлов И. П. (1932б), Проба физиологического понимания симптоматики истерии, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 195.

Павлов И. П. (1932в), Физиология высшей нервной деятельности, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 219.

Павлов И. П., Петрова М. К., К физиологии гипнотического состояния собаки, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1932, т. IV, стр. 3.

Павлов И. П. (1935), Условный рефлекс, Полн. собр. соч., 1951, т. III, кн. 2, стр. 320.

Павловские среды, 1949, т. I, II и III.

Павлова А. М., К физиологии условного торможения, Дисс., СПб., 1915.

Павлова А. М., Сравнительное изучение следовых и запаздывающих условных рефлексов, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 101.

Павлова В. И., Образуется ли условный рефлекс при предшествовании безусловного раздражителя индифферентному, Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1933, т. V, стр. 21.

Павлова В. И., Влияние продолжения условного раздражителя во время действия безусловного на размер условного секреторного эффекта, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1944, т. XI, стр. 64.

Павлов Ф. С., К вопросу об образовании запаздывающих условных рефлексов, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 391.

Павлов Б. В., Влияние фенамина на высшую нервную деятельность собак, Физиол. журнал СССР, 1950, т. XXVI, № 3, стр. 271.

Палладин А. В., Образование искусственных условных рефлексов от суммы раздражителей, Труды Об-ва русск. врачей, 1906, (73), стр. 393.

Палладин А. В., Биохимические процессы в головном мозгу при различных функциональных состояниях, Журнал высш. нервн. деят., 1956, т. VI, вып. 1, стр. 8.

Палладин А. В., Функциональная биохимия головного мозга, доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе, 1956, стр. 85.

Парфенов Н. Ф., Специальный случай работы слюнных желез у собак, Труды Об-ва русск. врачей, 1905—1906, стр. 30.

Петрова М. К., К учению об иррадиации возбуждения и тормозных процессов, Дисс., СПб., 1914.

Петрова М. К., Основной прием раздражения условными раздражителями, Архив биол. наук, 1916, т. XX, вып. 1, стр. 1.

Петрова М. К., Различные виды внутреннего торможения при особенно трудном условии, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1924, т. I, вып. 1, стр. 61.

Петрова М. К., Борьба со сном труд. уравнивания раздражительного и тормозного процессов, Сб. посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова, 1924, стр. 277.

Петрова М. К., Лечение экспериментальных неврозов у собак, Архив биол. наук, 1925, т. XXV, вып. 1—3, стр. 3.

Петрова М. К., Действие CaCl_2 при нарушении нервного равновесия у собак разных нервных типов, Сб. по психоневрологии, посвященный проф. А. И. Ющенко, 1928а, стр. 149.

Петрова М. К., Лабораторное испытание силы нервной системы у собаки — сангвиника, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928б, т. II, вып. 2, стр. 41.

Петрова М. К., Взаимоотношение раздражительного и тормозного процесса у собак различного типа нервной системы, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1929, вып. 2 и 3, стр. 53.

Петрова М. К., К механизму действия брома, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933а, т. V, стр. 81.

Петрова М. К., Случай экспериментального невроза, излеченный при помощи брома, Архив биол. наук, 1933б, т. XXXIV, вып. 1—3, стр. 14.

Петрова М. К., Преобладание тормозного действия безусловного раздражителя при предшествовании его индифферентному раздражителю, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1933в, т. V, стр. 49.

Петрова М. К., О комбинированном действии брома и кофеина на изолированный больной пункт ■ кожном анализаторе коры полушарий и на общее поведение собаки сильно-возбудимого типа — самца-кастрата, Физиол. журнал СССР, 1934, т. XVII, вып. 6, стр. 1128.

Петрова М. К., Кастрат уравновешенного типа, исключительной силы, типичный представитель сангвинического темперамента при жизненных затруднениях (случай циркулярного невроза), Сообщение IV, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1937а, т. VII, стр. 457.

Петрова М. К., Серия кастратов-собак различного типа нервной системы в более поздние периоды после кастрации, Сообщение 6, Ультрапарадоксальная фаза и ее механизм, Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1937б, т. VII, стр. 535.

Петрова М. К., Перенапряжение тормозного процесса у собак-кастратов различного типа нервной системы, Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1937в, т. VII, стр. 259.

Петрова М. К., Влияние хронического применения алкоголя на высшую нервную деятельность различных по силе нервной системы собак, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1945а, т. XII, вып. 1, стр. 60.

Петрова М. К., Влияние CaCl_2 , а также сочетания его с бромом и кофеином на высшую нервную деятельность собак-невротиков, принадлежащих к сильным нервным типам, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1945б, т. XII, вып. 1, стр. 142.

Перельцвейг И. Я., Материалы к учению об условных рефлексах, Дисс., СПб., 1907.

Петровский В. В., Материалы к пониманию о тождестве внешнего и внутреннего торможения, Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1929, т. III, вып. 2—3, стр. 133.

Пэн Р. М., Невская М. А., Возрастные особенности условного торможения у детей и подростков от 5 до 7 лет, Труды отд. физиол. и патол. высш. нерв. деят. человека ВИЭМ им. А. М. Горького, Сб. V, 1940, стр. 168.

Пэн Р. М., Дифференцировка сложных (сукцессивных) условных раздражителей на различных возрастных ступенях, Труды отд. физиол. и патол. высш. нерв. деят. человека, ВИЭМ им. А. М. Горького, Сб. V, 1940, стр. 189.

Пименов П. П., Особая группа условных рефлексов, Дисс., СПб., 1907.

Пышина С. П., Длительность следового возбуждения у собак с различными типами нервной системы, Бюллетень эксперимент. биол. и мед., 1955, т. 36, вып. 6, стр. 1.

Плешкова Т. В., Исследование запаздывающих условных рефлексов при истерических неврозах, 16-е совещание по проблемам высш. нерв. деят., Тезисы рефератов и докладов, 1953, стр. 177.

Плешкова Т. В., Исследование запаздывания при истерических неврозах, Труды Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, 1956, т. V, стр. 307.

Подкопаев Н. А., О моменте начала иррадиации тормозного процесса, Сб., посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова, Л.—М., 1924а, стр. 297.

Подкопаев Н. А., К движению тормозных процессов по коре больших полушарий, Русский физиологический журнал, 1924б, т. VI, вып. 4—6, стр. 81.

Подкопаев Н. А., К движению тормозных процессов, Труды физиол. лабор. И. П. Павлова, 1924в, т. I, вып. I, 81.

Подкопаев Н. А., Случай хронически развившегося затормажива-

ния всех условных рефлексов у собак и его излечение. Труды II Всесоюзного съезда физиологов, 1926, стр. 173.

Подкопаев Н. А., Материалы к вопросу: что делается с клетками индифферентного и условного раздражителей во время действия безусловного раздражителя? Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2, стр. 81.

Подкопаев Н. А., Соотношение иррадиации и концентрации тормозного процесса в течение необычно длительного применения дифференцировки, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1932, т. IV, стр. 354.

Подкопаев Н. А., К вопросу о распределении положительной фазы индукции на различных пунктах конечного анализатора, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 76.

Подкопаев Н. А., К вопросу о хроническом применении внешнего тормоза, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 170.

Познанская И. Б., Исследование отрицательной индукции в коре больших полушарий ребенка, Тр. лабор. физиол. высш. нерв. деят. ребенка при Ленингр. пед. ин-те им. Герцена, Сб. 2, 1930, стр. 201.

Познанская И. Б., О взаимодействии условных связей ребенка, последовательно образованных на одно и то же раздражение, Тр. лабор. физиол. и патол. высш. нерв. деят. ребенка и подростка, 1934, т. 4, стр. 263.

Политько О. Г., К вопросу о природе павловского тормозного процесса, Автореферат дисс. канд. биол. н., Кишинев, 1953.

Полосина Л. В., Исследование запаздывающих и следовых условных рефлексов у детей, Тр. лабор. физиол. высш. нерв. деят. ребенка при Ленингр. пед. ин-те им. Герцена, Сб. 1, 1930, стр. 42.

Поляков Г. И., О тонких особенностях структуры коры головного мозга человека и функциональных взаимодействиях между нейронами, Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1953, т. 30, вып. 5, стр. 48.

Понизовский И. П., Последовательное торможение после дифференцировки и условного тормоза на разнородные условные рефлексы, Дисс., СПб., 1913.

Потехин С. И., К физиологии внутреннего торможения условных рефлексов, Дисс., СПб., 1911а.

Потехин С. И., К фармакологии условных рефлексов, Труды О-ва русских врачей, 1911б, т. 78, стр. 234.

Пронская Л. Я., Влияние двигательной пищевой реакции на секреторную, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XV, стр. 15.

Пророков И. Р. (1934), См. Павловские среды, 1949, т. I, стр. 77; т. II, стр. 216, 218, 424, 433, 476, 491, 507, 557; т. III, стр. 29, 42, 53, 142, 181.

Пророков И. Р., Не есть ли внутреннее и внешнее торможение один и тот же процесс? Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 320.

Райт Р. Я., Влияние безусловного рефлекса на условный рефлекс, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2, стр. 87.

Рикман В. В., Обнаружение давних следов раздражения центров оборонительной реакции как аналог травматического невроза, Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1932б, т. IV, вып. 1—2, стр. 102.

Рикман В. В. (1932а), См. Павловские среды, 1949, т. I, стр. 282, 295, 300, 319.

Рожанский Н. А., Материалы к физиологии сна, Дисс., СПб., 1913.

Рожанский Н. А., К вопросу о понятии и свойствах пищевого и оборонительного подкорковых центров, Тезисы сообщений XV Международного физиологического конгресса, Биомедгиз, 1935, стр. 359.

Рожанский Н. А., О взаимоотношении коркового и подкоркового торможения, Труды сессии, посвященной 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, 1948, стр. 60.

Розенталь И. С., Переход внутреннего торможения в сон при уга-

шении ориентировочного рефлекса, Архив биол. наук, 1929, т. XXIX, вып. 3, стр. 367.

Розенталь И. С., Случай антагонизма между двигательным и секреторным условными пищевыми рефлексами, Физиол. журнал СССР, 1946, т. XXXII, вып. 5, стр. 549.

Розенталь И. С., К характеристике запаздывающего условного рефлекса у собаки умеренно возбудимого нервного типа, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XVI, стр. 227.

Ройтбак А. И., Биоэлектрические явления, возникающие в коре больших полушарий при сочетании раздражения двух пунктов коры, Доклады на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе, 1956, стр. 339.

Розова Л. В., О взаимоотношении различных видов внешнего торможения, Дисс., СПб., 1914.

Русинов В. С., Учение Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского о торможении и его связь с учением И. П. Павлова, Журнал высш. нерв. деят., 1955, т. V, вып. 3, стр. 305.

Самойлов А. Ф., Киселев М. А., Zur Charakteristik der zentralen Hemungsprozess. Pflüg. Arch., 1927, Bd. 215, стр. 699.

Самойлов А. Ф., Кольцевой ритм возбуждения, Научное слово, 1930, № 2, стр. 73.

Саркисов С. А., Поляков Г. И., Нейроны и межнейрональные связи коры большого мозга, Цитоархитектоника коры большого мозга человека, 1949, гл. IV, стр. 102.

Сеченов И. М. (1863), Рефлексы головного мозга, Полн. собр. соч., 1952, т. I, стр. 7.

Сеченов И. М., Исследование центров, задерживающих отражение движения в мозгу лягушки, Мед. вестник, 1863а, № 1, стр. 1.

Сеченов И. М., Прибавление к учению о нервных центрах, задерживающих отраженные движения, Мед. вестник, 1863б, № 34, стр. 309.

Сеченов И. М., Новое прибавление к учению о механизмах, задерживающих отраженные движения, Мед. вестник, 1864а, № 15, стр. 133.

Сеченов И. М., Еще о центрах, задерживающих отраженные движения у лягушки, Мед. вестник, 1864б, № 41, стр. 385; № 42, стр. 392.

Сеченов И. М. и студ. Пашутин В. О., Новые опыты над головным и спинным мозгом лягушки, СПб., 1865.

Сеченов И. М., Гальванические явления в продолговатом мозгу лягушки, Врач, 1882, т. III, № 42, стр. 703.

Серебрянников С. С., Материалы к вопросу об идентичности внешнего и внутреннего торможения, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 340.

Середина М. И., Особенности нейродинамики детей-эпилептиков, Дисс., Л., 1936.

Синкевич З. Л., Выработка условного растормаживания у здоровых и шизофреников, Тезисы докладов 7-го совещания по физиол. проблемам, посвященного памяти акад. И. П. Павлова, 1940, стр. 60.

Синкевич З. Л., О взаимодействии первой и второй кортикальных сигнальных систем при выработке на один и тот же раздражитель условного тормоза и условного растормаживателя, Журнал высш. нерв. деят., 1952, т. II, вып. 5, стр. 640.

Синкевич З. Л., Экспериментальное исследование условного растормаживания, Автореф. дисс. канд. биол. н. М., 1953.

Сирятский В. В., Полож. и отриц. индукция в связи с выработкой функциональной мозаики, Русск. физиол. журн., 1926, т. IX, в. I, стр. 135.

Скипин Г. В., О взаимодействии процессов внешнего и внутреннего торможения, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. III, в. 1, стр. 139.

Скипин Г. В., К вопросу об индукции и концентрации тормозного процесса, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1932, т. IV, стр. 318.

Скипин Г. В., К вопросу о природе тормозного (угасательного) процесса, развивающегося в высших отделах центральной нервной системы собаки, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 459.

Скипин Г. В., О характере действия положительного условного раздражителя в первые моменты его применения, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1941, т. X, стр. 172.

Скипин Г. В., К вопросу о локализации процесса условного (внутреннего) торможения у собак, Журнал высш. нерв. деят., 1956, т. VI, вып. 1, стр. 22.

Соловейчик Д. И., Состояние возбудимости корковых клеток во время действия безусловного раздражителя, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1928, т. II, вып. 2, стр. 295.

Соловейчик Д. И., Повышение возбудимости коры и замедление процессов угасания условных рефлексов в зависимости от укорочения времени изолированного действия условных раздражителей, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1940а, т. IX, стр. 291.

Соловейчик Д. И., О продолжительности сохранения у собаки прочных дифференцировок при длительном неприменении их в опытах, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940б, т. IX, стр. 195.

Соловейчик Д. И., Случай стойкого растормаживания старой и прочной дифференцировки у собаки, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940в, т. IX, стр. 182.

Соломонов О. С., О тепловых условных и снотворных рефлексах с кожи собаки, Дисс., СПб., 1910.

Сперанский А. Д., Влияние сильных разрушительных раздражителей на собаку тормозного типа нервной системы, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1927, т. II, вып. I, стр. 3.

Стельмах Л. Н., О становлении ориентировочной реакции и динамика внешнего торможения в онтогенезе у собак, Автореф. дисс. канд. биол. н., Л., 1955.

Стожаров Б. И., Следовые условные рефлексы при предельном увеличении периода отставления, 7-е совещание по проблемам высш. нерв. деят., посвященное памяти акад. И. П. Павлова, Тезисы докладов, 1940, стр. 66.

Стожаров Б. И., Особенности следовых пищевых условных рефлексов, образованных на короткодействующий раздражитель, 13-е совещание по физиол. проблемам, посвященное памяти И. П. Павлова, Тезисы докладов, 1948, стр. 91.

Стожаров Б. И., О влиянии коркового пищевого центра на безусловную пищевую секрецию, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949, т. XV, стр. 30.

Строганов В. В., Образование условного рефлекса на дифференцировочный раздражитель, Русский физиол. журнал, 1923, т. VI, вып. 4—6, стр. 78.

Строганов В. В., Положительная и отрицательная фаза взаимной индукции в коре больших полушарий собаки, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1926, т. I, вып. 2—3, стр. 257.

Строганов В. В., К вопросу об иррадиации и концентрации торможения в связи с явлениями индукции в больших полушариях головного мозга собаки, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. X, стр. 124.

Стукова М. М., Дальнейшие материалы к физиологии времени, как условного возбудителя слюнных желез, Дисс., СПб., 1914.

Счастный А. И., О восстановлении корковых временных связей, находящихся в латентном состоянии, Физиол. журнал СССР, 1956, т. XIII, № 10, стр. 844.

Сюй-Кэ, Взаимное растормаживание разных видов внутреннего торможения, Автореф. дисс. канд. биол. наук., Л., 1955.

Тен-Кате Я. Я., Материалы по вопросу об иррадиации и концентрации угасательного торможения, Известия Петроградского п. и. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 1921, т. III, стр. 159.

Тимофеева Т. А., Влияние короткого отставления на запаздывающий условный рефлекс, Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 77.

Тимофеева Т. А., Влияние короткого отставления на запаздывающий условный, выработанный в другом анализаторе, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 91.

Толочин И. Ф., Contribution à l'étude de la physiologie et de la psychologie des glandes salivaires, Förhandlingar vid Nord. Naturforscare-och Läkeremötet, Helsingfors, 1903.

Трауготт Н. Н., Динамическая иррадиация и концентрация внутреннего торможения в коре больших полушарий ребенка, Труды лабор. физиол. высш. нерв. деят. ребенка при Ленингр. пед. ин-те им. Герцена, сб. 2, 1930, стр. 177.

Трошихин В. А., Получение стойкой ультрапарадоксальной фазы при нормальном состоянии коры больших полушарий, Бюлл. ВИЭМ, 1936, № 3—4, стр. 38.

Трошихин В. А., К вопросу о механизме ультрапарадоксальной фазы, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1945, т. XII, вып. 2, стр. 5.

Трошихин В. А., О влиянии количества безусловного подкрепления на запаздывающий рефлекс, Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1945а, вып. 2, стр. 118.

Усневич М. А., К дальнейшей характеристике ушного анализатора у собаки, Труды Об-ва русск. врачей, 1910, (78), стр. 84.

Усневич М. А., О действии различных доз препаратов брома на условнорефлекторную деятельность собаки, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1938, т. VIII, стр. 385.

Усневич М. А., Новый функциональный метод борьбы с развивающимся гипнотическим состоянием у собак, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1940, т. IX, стр. 137.

Ухтомский А. А. (1927), Парабиоз и доминанта, Собр. соч., 1951, т. I, стр. 232.

Ухтомский А. А., Физиология двигательного аппарата, Изд. 1927.

Фадеева В. К., Трауготт Н. Н., Торможение пищевых условных рефлексов рефлексами оборонительными, Труды лабор. физиол. высш. нерв. деят. ребенка при Ленингр. пед. ин-те им. Герцена, Сб. 2, 1930, стр. 47.

Фанарджян В. В., К сравнительной физиологии следовых условных рефлексов, Автореф. дисс. канд. биол. н., Л., 1954.

Федоров Л. Н., Действие необычных сильных раздражителей на собаку возбудимого типа нервной системы, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1927, т. II, вып. 1, стр. 25.

Федоров Л. Н., Действие некоторых фармацевтических препаратов при экспериментальном неврозе, Журнал для усовершенств. врачей, 1927, № 4, стр. 399.

Федоров В. К. и Веденеева К. М., Примитивнейшие проявления сложнейших рефлексов (или инстинктов) при раннем слабоумии, Арх. биол. наук, 1934, т. XXXIV, стр. 535.

Федоров В. К., Влияние хлоралгидрата на высшую нервную деятельность собак, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1936, т. VI, вып. 2, стр. 33.

Федоров В. К., Последовательность функциональных нарушений высшей нервной деятельности, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1944, т. XI, стр. 92.

Федоров В. К., Условное функциональное значение начала, продолжения и прекращения условных раздражителей, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949а, т. XV, стр. 80.

- Федоров В. К., Условия возникновения внутреннего торможения, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1949б, т. XV, стр. 100.
- Федоров В. К., О начальном влиянии наркотиков (алкоголя и хлоралгидрата) на большие полушария головного мозга, Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова, 1949в, т. XV, стр. 171.
- Федоров В. К., Физиологические особенности двигательного анализатора собаки, Медгиз, 1955.
- Феокритова Ю. П., Время, как условный возбудитель слюнной железы, Дисс., СПб., 1912.
- Фольбоорт Г. В., Тормозные условные рефлексы, Дисс., СПб., 1912.
- Фролов Ю. П., О переводе следовых условных раздражителей и следовых условных тормозов в наличные условные раздражители, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1926, т. I, вып. 3—2, стр. 279.
- Фурсиков Д. С., О соотношении процессов возбуждения и условного торможения (Реферат), Русск. физиол. журнал, 1921а, т. III, стр. 7.
- Фурсиков Д. С., Дальнейшие материалы к вопросу о соотношении процессов возбуждения и торможения (Реферат), Русск. физиол. журнал, 1921б, т. IV, стр. 257.
- Фурсиков Д. С., Влияние ориентировочной реакции на выработку условного тормоза и дифференцировки (Реферат), Русск. физиол. журнал, 1921в, т. IV, стр. 248.
- Фурсиков Д. С., Влияние внешнего торможения на образование дифференцировки и условного тормоза, Арх. биол. наук, 1922, т. XXII, стр. 83.
- Фурсиков Д. С., Явления взаимной индукции в коре головного мозга, Русск. физиол. журнал, 1923, т. IV, вып. 4—6, стр. 761. То же. Арх. биол. наук, 1923, т. XXIII, вып. 1—2, стр. 195.
- Фурсиков Д. С., Явления взаимной индукции в коре больших полушарий, Русск. физиол. журнал, 1924а, т. VI, вып. 4—6, стр. 76.
- Фурсиков Д. С., О соотношении процессов возбуждения и торможения, Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1924б, т. I, вып. 1, стр. 3.
- Халецкий А. М., Изучение и диагностика душевных заболеваний с помощью фармакологических средств, Проблема судебной психиатрии, 1946, сб. 5, стр. 271.
- Харченко П. Д., Поливанная М. Ф., К вопросу о взаимоотношении процессов возбуждения и торможения, Труды н. и. ин-та при КГУ, 1953, № 7, стр. 5.
- Харченко П. Д., К характеристике запаздывающих условных рефлексов при различной методике их выработки, Сообщение I, Тр. н. и. ин-та физиол. при КГУ, 1954, № 8, стр. 5.
- Харченко П. Д., Случай воспроизведения системы запаздывающих условных рефлексов, Тр. н. и. ин-та физиол. при КГУ, 1954, № 8, стр. 65.
- Харченко П. Д., Про взаємне розгальмовування різних видів внутрішнього гальмування, Труды н. д. ін-ту фізіології при КДУ, 1956, № 9, стор. 91.
- Харченко П. Д., К анализу торможения при запаздывании положительной условнорефлекторной реакции, Труды Ин-та физиологии им. Павлова, 1957, т. VI, стр. 419.
- Харченко П. Д., Об основных свойствах запаздывательного торможения, Труды н. и. ин-та физиологии при КГУ, 1957, № 10, стр. 222.
- Харченко П. Д., Характеристика динаміки гальмування при запізненні, Фізіолог. журнал, 1958, т. IV, № 1, стор. 16.
- Харченко П. Д., О зависимости течения запаздывающего условного рефлекса от различной длительности действия раздражителя, Журн. высш. нервн. деятельности, 1959, т. IX, вып. 2, стр. 248.
- Хозак Л. Е., Возрастные особенности угасательного торможения, Труды отд. физиол. и патологии высш. нерв. деят. человека ВИЭМ, сб. V, 1940, стр. 154.

Цион И. Ф. (Cyon E., 1870) — Hemmungen und Erregungen im Zentralsystem der Gefässnerven, *Gesam. Physiol. Arbeiten*, Berlin, 1888, S. 96.

Цион И. Ф. (Cyon E., 1873), *Veber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Rückenmarke*, *Gesam. Physiol. Arb.*, Berlin, 1888, S. 228.

Цион И. Ф. (Cyon E., 1874). *Zur Hemmungstheorie der reflectorischen Erregungen*, *Gesam. Physiol. Arb.*, Berlin, S. 232.

Чеботарева О. М., Дальнейшие материалы к физиологии условного торможения, Дисс., СПб., 1912.

Черниговский В. Н., О физиологии торможения, *Мед. работник*, 1955, № 25.

Черкашина Р. А., Взаимодействие различных видов внутреннего торможения, *Труды Ин-та высш. нерв. деят. (серия физиологическая)*, 1955, т. I, стр. 67.

Черкашина Р. А., Взаимодействие различных видов внутреннего торможения, Сообщение 2, *Труды Ин-та высш. нерв. деят.*, 1956, т. II (серия физиологическая), стр. 59.

Чинка И. И., Развитие запаздывающих и следовых условных рефлексов в онтогенезе у щенят, 16-е совещание по проблемам высш. нерв. деятельности, Тезисы и рефераты докладов, 1953, стр. 239.

Чинка И. И., Развитие коркового внутреннего торможения в онтогенезе у щенят, *Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова*, 1953, т. II.

Чинка И. И., Развитие различных форм коркового торможения в онтогенезе, Дисс. канд. биол. н., Л., (рукопись), 1954.

Чукичев И. П., Общее в воззрениях И. П. Павлова и Н. Е. Введенского — А. А. Ухтомского, *Журн. высш. нерв. деят.*, 1953, т. III, в. 2, стр. 279.

Шишло А. А., О температурных центрах в коре больших полушарий и о снотворных рефлексах, Дисс., СПб., 1910.

Шустин В. А., Новокаиновое растормаживание и возможное практическое значение его в клинике нейрохирургии, Автореф. канд. дисс., Л., 1955.

Эльяссон М. Э., К вопросу о восстановлении условных рефлексов, *Труды Об-ва русск. врачей*, 1907, (74), стр. 183.

Эльяссон М. Э., Исследование слуховой особенности собаки в нормальных условиях и при частичном двустороннем удалении коркового центра слуха, Дисс., СПб., 1908.

Яковлева В. В., О соотношении между силой условных раздражителей и развитием запаздывающего торможения, *Труды второго Всесоюзного съезда физиологов*, 1926, стр. 159.

Яковлева В. В., О соотношении между силой условных раздражителей и развитием запаздывания их, *Труды физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова*, 1927, т. II, вып. 1, стр. 99.

Яковлева В. В., Исследование высшей нервной деятельности собаки типа флегматика (сильный, уравновешенный, инертный), *Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова*, 1936, т. VI, вып. 2, стр. 117.

Яковлева В. В., Перенапряжение тормозного процесса и влияние на него бромистого натрия и тренировки, *Труды физиол. лабор. им. И. П. Павлова*, 1940а, т. IX, стр. 193.

Яковлева В. В., Физиолог. механизм образования трудной дифференцировки, *Тр. физиол. лабор. им. акад. И. П. Павлова*, 1940б, т. IX, стр. 230.

Яковлева В. В., Исследование подвижн. нервн. процессов собаки типа сангвиника, *Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова*, 1944, т. XI, стр. 31.

Ярославцева О. П., Влияние брома на старую дифференцировку в сложной системе условных раздражителей, *Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова*, 1938, т. VIII, стр. 399.

Ярославцева О. П., Восстановление при помощи брома длительно утраченного равновесия между процессами возбуждения и торможения в коре больших полушарий собаки, *Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова*, 1938, т. VIII, стр. 407.

Andrian E. D. a. Lucas K., On the summation of propagated disturbances in nerve and muscle, *J. Physiol.*, 1912, v. XLIV, p. 68.

Andrian E. D., Some recent work on inhibition., *Brain J. of Neurology*, 1924, v. XLVII, p. 399.

Angyan A., Äussere Hemmung verzögerter bedingter Reflexe bei menschlichen bedingten Reflexen. *Acta physiol. Acad. Sci. hung.*, 1954, 6, S. 39.

Brooks C. M. a. Eccles J. C., An electrical hypothesis of central inhibition. *Nature*, 1947, v. 159, p. 760.

Ballef L., Fulton J. F. a. Liddell E. C., Observations on Spinal and Decerebrate Knee-jerks with Special Reference to their inhibition by Single Break-Shocks, *Proc. of the roy. Soc., S-B*, 1925, v. 98, p. 589.

Bruch F. K., Bruch E. S., Solomon R. L., Traumatic avoidance learning. The effects CS-US interval with a delayed-Conditioning procedure, *J. Comp. and Physiol. Psychol.*, 1955, 48, № 4, p. 285.

Eccles J. C. a. Sherrington Ch. S., Studies on the flexor reflex. Inhibition, *Proc. of the roy. Soc., S-B*, 1931, v. 109, p. 91.

Fröhlich F. W., Beiträge zur Analyse d. Reflexfunction des Rückenmarks mit besonderen Berücksichtigungen von Tonus, Bahnung und Hemmung, *Zeitschr. für Allgem. Physiol.*, 1909, Bd. IX, S. 55.

Guthrie E., Conditioning as a Principle of Learning, *Psychol. Rev.*, 1930, v. 37, № 5, p. 412.

Herzen A., Experiences sur les centres modérateurs de l'action's reflexe, Turin, 1864.

Hering H. E. u. Sherrington C. S., Über Hemmung der Contraction willkürlicher Muskeln bei elektrischer Reizung der Grosshirnrinde, *Arch. für die gesamte Physiol.*, 1897, Bd. 68, S. 222.

Hilgard E. R. a. Marquis D. G., Conditioning and learning, New-York, 1940.

Конорский Ю. М., К вопросу о внутреннем торможении, Тр. сессии, посвященной 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, 1948-а, стр. 225. 1948-6.

Konorski J. M., Conditioned reflexes and neuron organisation, Cambridge, 1948-b.

Laufberger V., La response conditionnee par imagination dans encephalogramme, *Compt. rend. des Seances de la Socete de Biologie*, 1950, № 5-6, p. 467.

Lloyd D., A direct central inhibitory action of dromically conducted impulses, *J. Neurophysiol.*, 1941, v. IV, № 2, p. 184.

Lloyd D., The interaction of antidromic and orthodromic volleys in a Segmental spinal motor nucleus, *J. Neurophysiol.*, 1943, v. VI, № 2, p. 143.

Lucas K., On the transference of the propagated disturbance from nerve to muscle with special reference to the apparent inhibition described by Wodensky, *J. Physiol.*, 1911, v. 43, p. 46.

Marinesko S. et Kreindler A., Des reflexes conditionnels, *J. de Psychol.*, 1933, v. 30, p. 855.

Mcculloch W. S., Lettvin I. J., Pitts W. H., Dell P. C., An electrical hypothesis of central inhibition and facilitation, *Patterns of organisation in the Central Nervous System*, 1952, p. 87.

Morrel F., Ross N. H., Central inhibition cortical conditioned reflexes. *Arch. of Neurol and Psychiatry*, 1953, v. 70, № 5, p. 611.

Pflüger E., Über das Hemmungs Nervensystem für die peristaltischen Bewegungen der Gedärme, Berlin, 1857.

Ranson S. W. and Hinsey J. C., Reflexes in the Hind Limbs of Cats after transection of the spinal cord at various levels, *Amer. J. Physiol.*, 1930, v. 94, p. 471.

Renschaw B., Influence of discharge of motoneurons upon excitation of neighboring motoneurons, *J. Neurophysiol.*, 1941, v. 4, № 2, p. 167.

Renschaw B., Observations on interaction of nerve impulses in the gray matter and of the nature of central inhibition, *The Amer. J. of Physiol.*, 1946, v. 146, p. 443.

Rosenblueth A., Central excitation and inhibition in reflex changes of heart rate, 1934, The Amer. J. of Physiol., v. 107, p. 293.

Rosenthal J., Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum nervus Vagus, Berlin, 1862.

Schiff I. M., Über die angebliche Hemmungsfunktion des Nervus laryngeus superior, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, 1862, Bd. VIII, S. 32.

Schiff I. M., Über den Einfluss des Vagus auf die Bewegungen des Magens, Tam že, S. 523.

Schiff I. M., Altes und Neues über Herznerven, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, 1873, Bd. XI, S. 189.

Sherrington C. S., Remarks on Some Aspects of Reflex Inhibition, Proc. of the Roy. Soc., S-B., 1925, v. 97, p. 519.

Sherrington C. S., Reflex Activity of the Spinal Cord, 1932.

Sherrington C. S., The Integrative Action of Nervous System, 1948.

Schilder P., Mind, perception and thought in their constructive aspects, New-York, 1949, p. 164.

Weber E. H., Experimenta, quibus probatur nervos vagos rotatione machinae galvanomagneticae irritatos motum cordis retardare et adeo intercipere, Ann. universali Med., 1845, ser. 3, m. 20, crp. 227—33.

Wendt G. R., An interpretation of inhibition of Conditioned reflexes as competition between reaction systems, Psychol., Rev., 1936, v. 43, № 3, p. 258.

Wenger M. A., A criticism of Pavlov's concept of internal inhibition, Psychol., Rev., 1937, v. 44, № 4, p. 297.

Wentink E. A., The Effects of Certain Drugs and Hormones upon Conditioning, J. Exper. Psychol., 1938, v. 22, p. 150.

Verworn M., Biogenhypothese, Jena, 1903.

Verworn M., Die Vorgänge in den Elementen des Nervensystems, Zeitschr. f. allgem. Physiol., 1907, Bd. 6, S. 11 (Sammelreferate).

Jus K., Badania nad czynnością bioelektryczną kory i obwodowej części analizatora kinestetyczno — ruchowego przy wytwarzaniu hamowania wewnętrznego przez opóźnianie, Acta physiol. polon., 1954, 5, № 3, 243.

Jus A., Jus K., Próba elektroencefalograficznej analizy procesów hamowania wewnętrznego (opóźnianie i przechodzenie jego w sen), Neurol., neurochirurg. i psychiatr. polska, 1954, 4, № 1, 23.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	3
Глава I. Запаздывающие рефлексy, их выработка и характеристика	7
Глава II. Об изменении запаздывающих рефлексов под влиянием посторонних раздражителей. Растормаживание	24
Глава III. О растормаживании при взаимодействии различных видов внутреннего торможения	41
Глава IV. О значении длительности условного раздражения для течения условного рефлекса	53
Глава V. О природе и особенностях видов коркового торможения	63
Глава VI. Методика исследования и характеристика подопытных собак	77
Глава VII. К характеристике запаздывающих условных рефлексов при различных способах их выработки	93
Глава VIII. О восстановлении запаздывающих условных рефлексов после перерывов ■ их тренировке	150
Глава IX. Влияние посторонних раздражителей различной силы и длительности на запаздывающий рефлекс	173
Глава X. О суммации и растормаживании запаздывательного торможения при взаимодействии с другими видами внутреннего торможения	205
Глава XI. О зависимости течения запаздывающего рефлекса от различной длительности действия условного раздражителя	243
Глава XII. Динамика запаздывательного торможения	261
Заключение	269
Литература	282

Заг
Т
Корр
БФ 26021. Зак. № 99
19.0. Учетно-издат.
6/X-60 г. Це
Типограф

Павел Дмитриевич Харченко

Запаздывающие условные рефлексы.

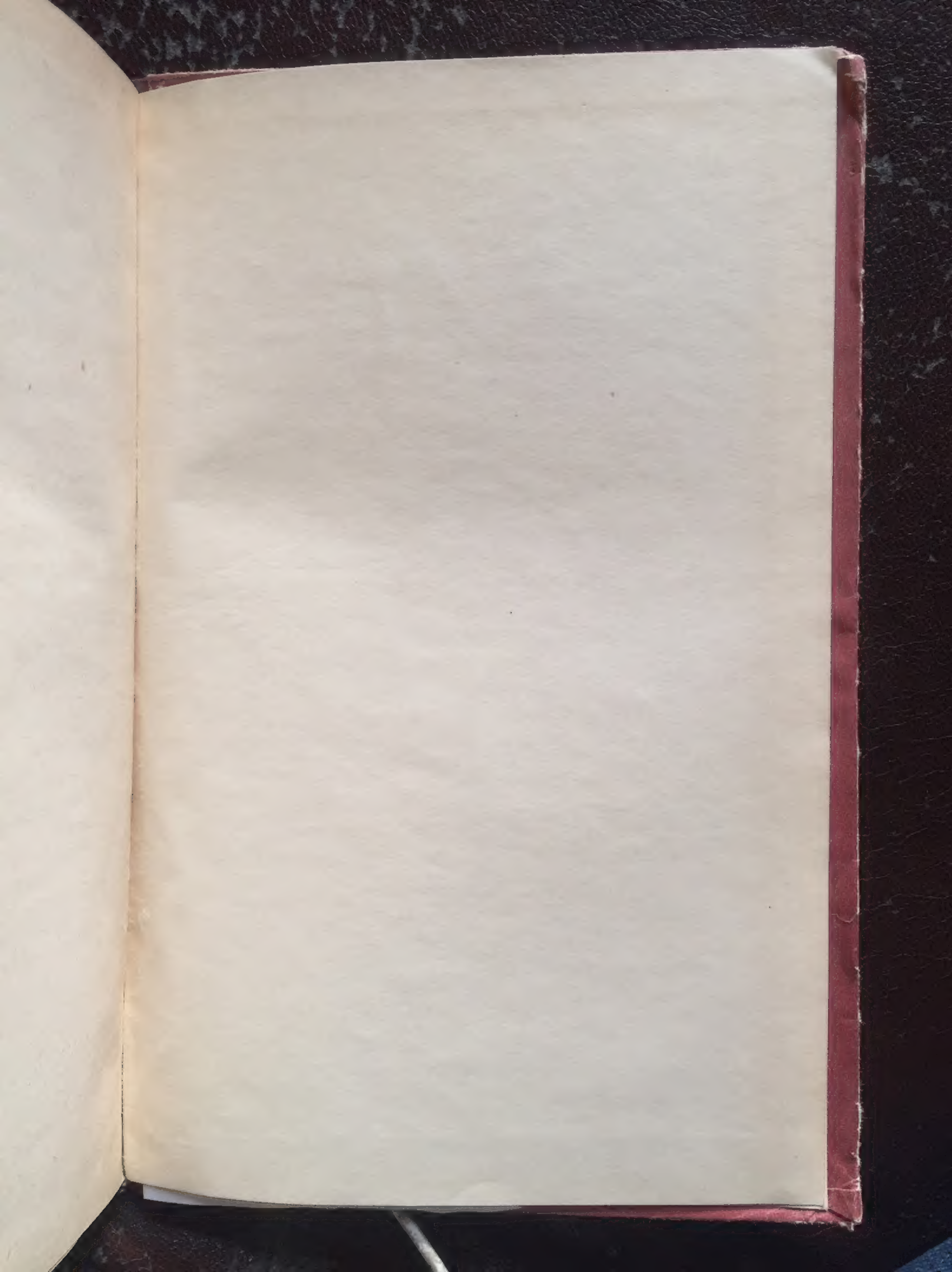
Редактор Мотрук Р. И.

Технический редактор Юновский Е. Б.

Корректоры Бейлис Л. Я., Мартыненко Л. И.

БФ 26021. Зак. № 995. Тираж 1000. Формат бумаги $60 \times 92^{1/16}$. Печ. листов 19,0. Учетно-издат. листов 19,325. Бум. листов 9,5. Подписано к печати 6/X-60 г. Цена 10 руб. 70 коп. С 1/I-61 г. — 1 руб. 07 коп.

Типография издательства КГУ, Киев, Б. Шевченко, 14.



Цена 10 руб. 70 коп.
С 1/I 1961 г.— 1 р. 07 коп.

ИЗДАТЕЛЬСТВО КИЕВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

